

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ИСТОРИЧЕСКОЕ
ОБЩЕСТВО

СОСТАВЛЯЮЩАЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

B I O L O G Y O F P L A N T S

FOURTH EDITION

PETER H. RAVEN

Missouri Botanical Garden and
Washington University, St. Louis

RAY F. EVERT

University of Wisconsin, Madison

SUSAN E. EICHHORN

University of Wisconsin, Madison

П. РЕЙВН, Р. ЭВЕРТ, С. АЙКХОРН

С О В Р Е М Е Н Н А Я БОТАНИКА

В 2-х томах

Том 1

Перевод с английского
канд. биол. наук В. Н. ГЛАДКОВОЙ,
проф. М. Ф. ДАНИЛОВОЙ,
д-ра биол. наук И. М. КИСЛЮК,
канд. биол. наук Н. С. МАМУШИНОЙ

под редакцией
акад. А. Л. ТАХТАДЖЯНА



МОСКВА «МИР» 1990

ББК 28.5
Р 35
УДК 58

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.

Р 35 Современная ботаника: В 2-х т. Т. 1: Пер. с англ. — М.: Мир, 1990. — 348 с., ил.
ISBN 5-03-000296-0

В книге известных ботаников США живо, ясно и наглядно изложены важнейшие проблемы современной ботаники. Достоинство книги — в использовании эволюционно-экологического подхода в изложении и энциклопедически полном охвате материала. На русском языке выходит в 2-х томах. В т. 1 рассматриваются физиология растительной клетки, генетика и классификация растений.

Для специалистов-биологов, студентов-биологов, преподавателей биологии в школе, всех интересующихся вопросами биологии.

Р $\frac{1906000000-017}{041 (01)-90}$ 108-90

ББК 28.5

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-000296-0 (русск.)
ISBN 5-03-000295-2
ISBN 0-87901-315-X (англ.)

© 1971, 1976, 1981, 1986 by Worth Publishers, Inc.
© перевод на русский язык, коллектив переводчиков, 1990.

Предисловие редактора перевода

За последние несколько десятилетий наука о растениях достигла больших успехов и продолжает быстро развиваться. Во всех передовых странах значительно возросло число ботаников и появилось много новых ботанических учреждений. Возникла огромная литература, постоянно появляются новые ботанические журналы, в том числе и международные, быстро увеличивается количество справочных изданий, учебных пособий и научно-популярных книг. Учебными пособиями особенно богата американская ботаническая литература. Имеется целый ряд хороших книг, в которых можно найти изложение основ ботаники на современном уровне ее развития. Одной из лучших книг такого рода является работа трех американских авторов «Biology of Plants», русский перевод которой, предлагаемый читателю, назван «Современной ботаникой». Этот труд выдержал четыре издания, что уже само по себе говорит о его успехе. Главный автор книги — один из ведущих американских ботаников Питер Рейвн. Он член Национальной академии США и ее секретарь по внутренним делам, а также директор Миссуссийского ботанического сада.

Основным достоинством «Современной ботаники» является ее чрезвычайно высокий как научный, так и дидактический уровень. Для книги характерна присущая американской учебной литературе кристальная ясность изложения. Она превосходно иллюстрирована. Для читателей, желающих расширить и углубить свои знания, в конце каждой главы приводится список литературы. Эти списки включают исключительно англоязычные издания, поэтому ниже перечисляются основные советские работы по ботанике, вышедшие в последнее время. Хотя «Современная ботаника» отнюдь не предназначена для легкого чтения, она вполне доступна любому человеку со средним образованием.

Для удобства читателя в конце книги даны приложения, одно из которых представляет собой краткий обзор классификации организмов. Как теперь общепризнано, весь органический мир делится на прокариот и эукариот. Согласно принятой авторами классификации, прокариоты включают лишь одно царство — монеры (Monera). Следует, однако, отметить, что имеются и другие классификации прокариот. В настоящее время надцарство прокариот обычно подразделяется на два царства — бактерий (включая цианобактерии) и архебактерий (см., например, Биологический энциклопедический словарь, М.: Сов. энциклопедия, 1986). Гораздо сложнее обстоит дело с классификацией надцарства эукариот.

Здесь насчитывается не менее трех отдельных царств — животные, грибы и растения. Но низшие грибы (оомицеты,

хитридиомицеты, слизевики), низшие растения (эукариотические водоросли) и низшие животные (простейшие) во многих современных системах объединяются в самостоятельное царство протистов. Оно признается и в книге Рейвна с соавторами. Выделение отдельного царства протистов имеет одно бесспорное преимущество — в этом случае классификация грибов и особенно животных и растений становится более естественной. Но, к сожалению, само царство протистов представляет собой чрезвычайно разнородную группу и, вероятнее всего, состоит из нескольких отдельных царств, что подтверждается данными ультраструктурной морфологии и молекулярной биологии. Существует несколько вариантов деления протистов на царства, но все они сильно различаются как по числу выделяемых царств (иногда до 13), так и по их объему. Всесторонне обоснованная эволюционная классификация протистов еще не создана, поэтому приходится временно принимать это разнородное царство в широком его понимании, что и вынуждены делать авторы «Современной ботаники».

В книге Рейвна с соавторами царство растений включает только высшие растения (бриофиты и сосудистые). Однако далеко не все ботаники с этим согласны. По многим ультраструктурным и биохимическим признакам высшие растения очень близки к зеленым водорослям, особенно к харовым. Поэтому известный специалист по ультраструктурной морфологии и эволюционист Кавалье-Смит (Cavalier-Smith 1981¹⁾) объединяет высшие растения и зеленые водоросли в подцарство Viridiplantae, которое вместе с его подцарством Biliphyta (красные водоросли) составляет царство растений (Plantae). Эти два примера показывают, насколько спорны сами границы мира растений, который авторы «Современной ботаники» вынуждены рассматривать в узком понимании, даже, может быть, слишком узком.

Я уверен, что переводная «Современная ботаника» трех американских авторов будет очень ценным вкладом в нашу ботаническую литературу. Ее с интересом и пользой прочтут не только учащиеся, но и специалисты — и не только ботаники, но и все интересующиеся современной биологией. Она, несомненно, будет способствовать повышению уровня преподавания ботаники.

А. Тахтаджян

¹⁾ Cavalier-Smith, T.: Eucaryote Kingdoms: seven or nine? Biosystems, 1981, v. 14, p.p. 461-481.

СПИСОК ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас ультраструктуры растительных клеток. Ред. Г. М. Козубов, М. Ф. Данилова. — Петрозаводск: Карелия, 1972.

Атлас ультраструктуры растительных тканей. Ред. М. Ф. Данилова, Г. М. Козубов. — Петрозаводск: Карелия, 1981.

Вавилов Н. И. Избранные труды, т. 5: Проблемы происхождения, географии, генетики, селекции растений, растениеводства и

агрономии. — М.—Л.: Наука, 1965.

Жизнь растений. — М.: Просвещение. 1974—1982, I—VI т.

Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. — Л.: Наука, 1970.

Пирузян Э. С. Генетическая инженерия растений. — М.: Знание, 1988.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987.

Предисловие

В конце 80-х годов ботаника остается необыкновенно притягательной областью знания, обещающей больше, чем когда-либо ранее, способствовать благосостоянию человечества. Быстро растущее народонаселение создает огромную нагрузку на продуктивность экосистемы нашей планеты. Отвечать на эту нагрузку приходится созданием устойчивых и высокопроизводительных систем сельского и лесного хозяйства, благодаря которым люди могут поддерживать свое существование. Поэтому знание ботаники с каждым годом приобретает все большую актуальность.

В настоящем четвертом своем издании книга остается верной первоначальной цели: изложить основную информацию о растениях в компактной, хорошо иллюстрированной, увлекательной форме. Как и в предыдущих изданиях, особое внимание уделено следующим темам, которые как нам кажется, связывают книгу в единое целое: (1) тело растения как динамический результат процессов роста и развития, определяемых в свою очередь химическими взаимодействиями; (2) эволюционные отношения как ключ к пониманию формы и функции у организмов; (3) экология как способ подчеркнуть нашу зависимость от растений при поддержании собственного существования и существования всех прочих живых существ.

Содержание книги несколько шире ее названия, так как в ней охарактеризованы все группы организмов, традиционно изучавшиеся университетскими кафедрами ботаники: вирусы, бактерии, отдельные группы протистов, грибы и собственно растения. Мы продолжаем относить к последним только бриофиты и сосудистые растения — т. е. единую эволюционную линию, отходящую от предков, которых, вероятно (если бы нам удалось узнать, что они собой представляли), можно было бы отнести к зеленым водорослям. Мы не включаем в растения красные и бурые водоросли, так как эти группы произошли от одноклеточных предков независимо друг от друга. Зеленые водоросли мы также оставили среди протистов. Хотя это и спорное решение, но оно позволяет легче охарактеризовать царство растений. Грибы, конечно, рассматриваются как вполне независимая группа.

Сохраняя многие особенности предыдущих изданий, мы внесли в эту книгу и ряд существенных изменений. В частности, расширен материал по многоклеточным водорослям, особенно зеленым, — им посвящена целая глава. В книгу включена также новая глава о растениях и человеке, в кото-

рой прослежена история происхождения основных культурных форм и рассмотрены возможности освоения новых растительных источников пищи, энергии и химических веществ, а также перспективы улучшения растений путем генной инженерии (гл. 30). Эта глава объединена с главами об общих проблемах эволюции и эволюции цветковых растений, чтобы проанализировать не только эволюционный процесс как таковой, но и роль людей в его изменении. По всей книге вопросы физиологической экологии рассматриваются более подробно и дополняются последними данными.

Кроме того, мы пытались сделать это издание «Современной ботаники» более сжатым, более живым и более точным, чем прежде. Книга несколько увеличилась в объеме, но не за счет расширения рамок или большей детализации излагаемого материала, а благодаря добавлению новых схем, рисунков и фотографий, главным образом цветных; дополнительных сведений об использовании растений человеком (см., например, новый раздел по древесине в гл. 23 «Вторичный рост»); вспомогательных таблиц, заключений и т. п., чтобы облегчить процесс усвоения содержания. В особенности хотелось бы обратить внимание на новые схемы жизненных циклов (с. 241—242, 304—305, 324—325, 342—343 и др.) — они гораздо более информативны и легче для понимания, чем прежде; все рисунки выполнены в едином стиле.

Настоящее издание построено таким образом, что темы могут рассматриваться в любой последовательности. Мы были весьма озабочены тем, чтобы сделать книгу более полезной для изучения многих курсов, не требующих особых подробностей и касающихся лишь отдельных ее частей. Студенты должны получить ясное и интересное введение в ботанику со ссылками на актуальные научные проблемы, которые могут увлечь их воображение и вызвать желание изучить ряд вопросов глубже.

Знакомя молодых людей не только с тем, что уже известно в ботанике, но и со многими еще нерешенными проблемами, мы надеемся привлечь в эту область новые таланты, которые с новым энтузиазмом примутся искать решения, от которых зависит наше будущее.

*Питер Рейвн
Рей Эверт
Сьюэн Айкхорн
Март 1986*

Благодарности

Мы высоко ценим предложения и замечания, сделанные преподавателями, которые пользовались предыдущим изданием этой книги и нашли время, чтобы помочь нам советом при подготовке нового издания. Без их помощи, а также без помощи других специалистов в различных областях ботаники и педагогики эта книга не появилась бы на свет. Существенную помощь мы получили от следующих лиц: Дж. Джонсона из Вашингтонского университета, который просмотрел главы, посвященные генетике и эволюции; К. Кигстры и М. Сассмена из Висконсинского университета, просмотревших материал, касающийся мембран; П. Ладдена из Висконсинского университета, рецензировавшего главы по энергетике; Дж. Эйнсета из Гарвардского университета, который дал ряд рекомендаций по главам, относящимся к регуляции роста и ростовым реакциям; П. Квейла из Висконсинского университета, просмотревшего материал по фотобиологии; Дж. Джерлоффа из того же университета, оказавшего помощь в составлении главы по питанию растений и почвам, и Дж. Парк из того же университета за замечания, касающиеся материала по микоризе. Г. Флойд из Университета шт. Огайо, К. Маттокс из Университета Майами, Л. Грэхем из Висконсинского университета, К. Никлас из Корнеллского университета, М. Хоммерсанд из Северокаролинского университета (Беркли) оказали большое содействие при подготовке материала по водорослям. Мы хотели бы также поблагодарить С. Толина и Дж. Лейси (оба из Виргинского политехнического института и Университета шт. Виргиния) и П. Алквиста из Висконсинского университета за помощь в подготовке раздела, посвященного вирусам. Благодарим П. Крейна из Музея естественной истории Чикаго и Ч. Бека из Мичиганского университета, которые обеспечили квалифицированное руководство при обзоре предков семенных растений; Ч. Хейзера-младшего из Индианского университета, У. Брауна из фирмы «Пайонир Хи-бред Интернэшнл, Инк.», Дж. Харлана из Иллинойского университета и Э. Яворски из «Монсанто Компани» за помощь в составлении главы о связи растений и человека; Д. Биллингса из Университета Дюка, П. Витоусека из Станфордского университета и Л. Блисс из Вашингтонского университета за консультации по экологическому разделу.

Выражаем также признательность за просмотр отдельных частей рукописи или за предоставление материала для этого четвертого издания следующим лицам:

В. Ахмаджяну, университет Кларка,
Л. Берг, Мэрилендский университет,
Дж. Боннеру, Принстонский университет,
К. Борнману, акционерное общество «Хиллесхёг», Ландскруна, Швеция,
Р. Боуману, Университет шт. Колорадо,
В. Бриггсу, Университет Карнеги, Вашингтон,
Р. Баку, Монтгомери-Колледж,
Дж. Берку, Университет шт. Калифорния, Фуллертон,
Дж. Баррису, Университет шт. Пенсильвания,
А. Кэмпбеллу, Станфордский университет,

Л. Карлуччо, Университет Центрального Коннектикута,
Т. Кочрейну, Висконсинский университет,
Г. Коттему, Висконсинский университет,
М. Кросби, Миссурийский ботанический сад,
Б. Камби, Миссурийский университет,
У. Дардену, Алабамский университет,
М. Дарли, Джорджийский университет,
Дж. Дейвис, Висконсинский университет,
Т. Динеру, Департамент сельского хозяйства США,
Д. Дилчеру, Индианский университет,
Дж. Дуайеру, Университет Сент-Луиса,
В. Эшриху, Геттингенский университет, ФРГ,
Ш. Эверсмену, Университет шт. Монтана,
Р. Эйду, Музей естественной истории США, Смитсоновский институт,
Т. Гивнишу, Висконсинский университет,
У. Гудинаф, Вашингтонский университет,
У. Хакбарту, Луизианский технологический университет,
Дж. Хеслоп-Харрисону, Уэльский университетский колледж,
Й. Хеслоп-Харрисон, Уэльский университетский колледж,
А. Келмену, Висконсинский университет,
Д. Кирку, Вашингтонский университет,
А. Ноллу, Гарвардский университет,
Р. Конингу, Университет Ратгерса,
М. Литтлеру, Музей естественной истории США, Смитсоновский институт,
Р. Мейджиллу, Миссурийский ботанический сад,
М. Меслеру, Государственный Гумбольдтовский университет,
И. Ньюкому, Висконсинский университет,
Р. Орндаффу, Калифорнийский университет, Беркли,
С. Пелковину, Висконсинский университет,
Дж. Филлипсу, Висконсинский университет,
Д. Филлипсу, Иллинойский университет,
К. Пирозински, Национальный музей Канады, Оттава,
Дж. Помервиллу, Техасский университет сельского хозяйства и техники,
Д. Портеру, Джорджийский университет,
Дон Прассо, Невадский университет, Рено,
К. Рейперу, Висконсинский университет,
Д. Сейвиллу, Министерство сельского хозяйства Канады,
У. Шофилду, Университет Британской Колумбии,
У. Шопфу, Калифорнийский университет, Лос-Анджелес,
К. Стьюарту, Майамский университет,
Р. Стоки, Университет Альберты,
Дж. Томасу, Станфордский университет,
Дж. Томсону, Висконсинский университет,
Дж. Траппу, Департамент сельского хозяйства США, Корваллис, шт. Орегон,
Д. Вейнсу, Университет Северного Техаса,
Дж. Варнеру, Вашингтонский университет,

Т. Волку, Висконсинский университет,
Дж. Уэйсу, Университет шт. Канзас,
М. Уэттеру, Висконсинский университет,
Дж. Вудуэллу, Лаборатория биологии моря, Вудс-Хол,
шт. Массачусетс,
М. Уинну, Мичиганский университет,
К. Енч, Лаборатория океанологической службы им. Бигелоу, Уэст-Бутбей-Харбор, шт. Мэн.

Кроме того, мы хотели бы еще раз поблагодарить Л. Джонсона из Королевского ботанического сада (Сидней, Австралия) за его многостороннюю помощь в подготовке предыдущего издания этой книги, значительно способствовавшую также улучшению настоящего издания.

Как и прежде, мы благодарны Р. Насс за ее великолепные рисунки и Д. Нейбергеру за его отличные фотоснимки. Ряд прекрасных рисунков для этого издания выполнила также Э. Дадли.

Хотелось бы поблагодарить еще ряд лиц из Висконсинского университета, а именно: К. Липке за цветные фотографии, Дж. Арнолд за перепечатку рукописи, а также Д. Хоан, Дж. Варнер, Д. Уэнтленд, Л. Ван, Г. Уильямса, О. Зизич-

Френч, М. Бошелт и фон Мансфилда за общее участие.

Первый автор хотел бы выразить признательность своей жене Т. Рейвн за помощь и поддержку. Второй автор тоже выражает благодарность своей жене Мэри за ее терпение и поддержку, а третий автор хотел бы поблагодарить своего мужа Генри за его поддержку и в особенности за то, что в течение всей работы над четвертым изданием он ни разу не пожаловался.

Особую благодарность мы хотели бы выразить Х. Кертис за ее огромный вклад в предыдущие издания этой книги, который в высшей степени способствовал ее успеху.

Наконец выражаем искреннюю признательность С. Андерсон, Г. Хефте, Дж. Тоулоумесу, П. Лоусон, Дж. МакГовен и многим другим сотрудникам издательства «Уорт Паблишерс», приложившим значительные усилия для того, чтобы обеспечить высокое качество этой книги и сделать ее максимально полезной.

*Питер Рейвн
Рей Эверт
Сьюзи Айкхорн
Март 1986*

Когда квант света возбуждает молекулу хлорофилла, один из электронов переходит на более высокий энергетический уровень, затем передается молекуле-акцептору, запуская поток электронов, и за долю секунды возвращается в исходное энергетическое состояние. Вся жизнь на нашей планете, за очень немногими исключениями, зависит от энергии, на мгновение приобретаемой электроном. Процесс, в котором часть этой энергии, отдаваемая им при возвращении на первоначальный энергетический уровень, превращается в химическую энергию, которую могут использовать живые организмы, называется фотосинтезом. Таким образом, фотосинтез — это необходимое связующее звено между живой и неживой природой, или, как более поэтично сказал лауреат Нобелевской премии Альберт Сент-Дьердьи: «Жизнью движет... слабый непрекращающийся поток солнечного света».

Только немногие типы организмов — растения, водоросли и некоторые бактерии — содержат хлорофилл, вещество, которое, находясь в мембранах живой клетки, обеспечивает протекание фотосинтеза. Как только лучистая энергия преобразуется в химическую, она становится доступной всем другим организмам, включая человека. Все мы полностью зависим от фотосинтеза, к осуществлению которого замечательно приспособлены растения.

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

Подобно всем другим организмам, растения имеют долгую эволюционную историю. Возраст Земли, считая от газопылевого скопления, вращающегося по орбите вокруг Солнца, около 4,5 млрд. лет. Самым ранним из известных ископаемых, представленным несколькими типами мелких, сравнительно простых клеток (рис. 1-2), примерно 3,5 млрд. лет. Они найдены в некоторых древнейших горных породах.

Считается, что первые клетки образовались в ходе последовательных случайных событий. Вероятно, сначала в атмосфере Земли преобладали газы, выделяемые многочисленными в то время вулканами, в основном азот с довольно большим количеством углекислоты и водяного пара. Молекулы этих трех веществ содержат элементы углерод, кислород, водород и азот, из которых на 98% состоят ныне живущие организмы. Здесь же, по-видимому, присутствовали

сероводород, аммиак и метан. Однако газообразного кислорода, который сейчас составляет 21% нашей атмосферы, не было до тех пор, пока не появились и не начали фотосинтезировать живые организмы. Таким образом, первые этапы эволюции живого связаны с *анаэробной* (бескислородной) средой.

Сквозь тонкий слой атмосферы Солнце обрушивало на жесткую голую поверхность юной Земли свет, тепло и ультрафиолетовую радиацию. Пока кора планеты остывала и стабилизировалась, над ней бушевали мощные ураганы, сопровождаемые вспышками молний и выделением электрической энергии. Энергию испускали и радиоактивные вещества, а расплавленные породы и кипящая вода извергались из глубин Земли на ее поверхность. В этом гигантском тигле простые молекулы атмосферных газов разрывались и превращались в более крупные и сложные молекулы. Ультрафиолет, заливающий поверхность планеты, разрушал и те и другие, вызывая образование новых соединений.

Согласно современным гипотезам, вещества, возникавшие в первичной атмосфере, в основном вымывались из нее ливнями и накапливались в океанах, размеры которых увеличивались по мере остывания Земли. Были проведены эксперименты с газами, предположительно входившими в состав этой атмосферы, в условиях, считающихся близкими к господствовавшим в то время (рис. 1-3). В этих экспериментах получены сложные органические молекулы, сходные с основными компонентами биологических структур. Земные океаны превращались во все более концентрированный раствор таких веществ.

Некоторые органические молекулы имеют тенденцию собираться вместе. В первичном океане эти скопления, вероятно, приобретали форму капель, похожих на образующиеся маслом в воде. Такие капли, по-видимому, и были предшественниками примитивных клеток — первых форм живого.

Согласно современным теориям, эти органические молекулы служили также источником энергии для первых организмов. Примитивные клетки или клеткоподобные структуры могли получать ее, используя имеющиеся в изобилии химические соединения. По мере развития и усложнения организмы становились все более самостоятельными, приобретая способность расти, размножаться и передавать свои признаки следующим поколениям.

Клетки, которые удовлетворяют свои энергетические нужды, потребляя органические соединения из окружающей среды, называются *гетеротрофами* (от греческих слов *heteros* = другой и *trophos* = питающийся). Соответственно гетеротрофным является организм, зависящий от внешнего источника органических молекул. К этой группе сейчас относятся все животные и грибы (рис. 1-4), а также многие одноклеточные, например большинство бактерий и некоторые простисты.

По мере увеличения численности примитивных гетеротрофов запас сложных молекул, от которых зависело их существование, накапливавшийся в течение миллионов лет, начал истощаться. Органики за пределами клеток становилось все меньше, и между ними началась конкуренция. Под ее давлением клетки, которые могли эффективно использовать ставшие ограниченными источники энергии, получили по сравнению с другими больше шансов выжить. С течением времени в результате длительного медленного процесса вымирания (элиминации) наименее приспособленных возникли организмы, способные создавать собственные богатые энергией молекулы из простых неорганических веществ.



Рис. 1-2. Древнейшие из известных ископаемых — четкообразные бактерии из австралийских отложений возрастом 3,5 млрд. лет. Эти организмы (показан ультратонкий срез, сфотографированный в просвечивающем электронном микроскопе) имели очень простую структуру. Стрелками указаны поперечные стенки между отдельными клетками. Эти бактерии примерно на 1 млрд. лет моложе самой Земли, однако более древних горных пород, подходящих для поисков следов жизни, мало. Более сложные эукариотические организмы появились не ранее 1,5 млрд. лет назад. Следовательно, по крайней мере в течение 2 млрд. лет бактерии были единственной формой жизни на нашей планете

W

Они называются *автотрофами*, что означает по-гречески «самостоятельно питающиеся». Без появления этих первых автотрофов жизнь на Земле прекратилась бы.

Наиболее преуспевающими оказались автотрофы, у которых появилась система для непосредственного использо-

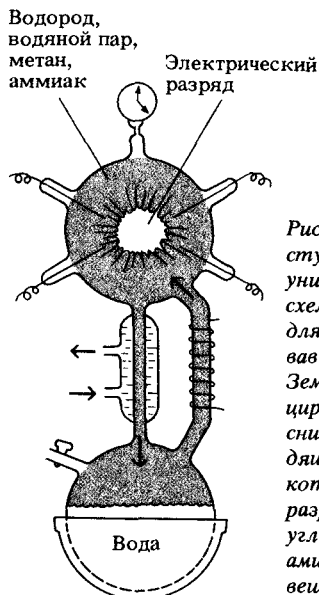


Рис. 1-3. С. Миллер, будучи в 50-х годах студентом-дипломником Чикагского университета, использовал аппарат, схема которого приводится на рисунке, для моделирования условий, существовавших, по его мнению, на молодой Земле. Метан и аммиак постоянно циркулировали между расположенным снизу подогреваемым «океаном» и находящейся над ним «атмосферой», через которую пропускали электрические разряды. Через 24 ч около половины углерода из молекул метана перешло в аминокислоты и другие органические вещества

Рис. 1-4. Современные гетеротрофный и автотрофный организмы. А — гриб *Coprinus atramentarius*, растущий на лесной подстилке в Калифорнии, как и другие грибы, впитывает пищу (часто извлекая ее из других организмов), являясь гетеротрофом. Б — триллиум крупноцветковый (*Trillium grandiflorum*) один из первых зацветает весной в

листопадных лесах на востоке и Среднем Западе Северной Америки. Подобно большинству сосудистых растений, триллиум укореняется в почве; фотосинтез протекает главным образом в листьях этого автотрофного организма. Цветы распускаются в условиях хорошего освещения, до появления листьев на окружающих деревьях.

Подземные части растения (корневища) живут в течение многих лет. Из них под толстым слоем опавших листьев и другого органического вещества лесной подстилки вегетативно образуются новые растения. Кроме того, триллиум размножается семенами, которые распространяют муравьи



А



Б

вания солнечной энергии, т. е. фотосинтеза (рис. 1-4). Первые фотосинтезирующие организмы были намного проще современных растений, но уже значительно сложнее, чем примитивные гетеротрофы. Для поглощения и использования солнечной энергии потребовалась особая, улавливающая световую энергию пигментная система и сопряженная с ней система запасаания этой энергии в связях органических молекул.

Доказательства существования фотосинтезирующих организмов были найдены в породах возрастом 3,4 млрд. лет, т. е. на 100 млн. лет более молодых, чем те, в которых обнаружены первые ископаемые свидетельства жизни на Земле. Однако можно быть почти уверенным в том, что и жизнь, и фотосинтез появились значительно раньше. По-видимому, не приходится сомневаться и в более раннем возникновении гетеротрофов. С появлением автотрофов поток энергии в биосфере приобрел современные черты: лучистая энергия улавливается фотосинтезирующими организмами, а от них передается всем остальным живым существам.

Фотосинтез и эволюция атмосферного кислорода

По мере увеличения количества автотрофов облик планеты изменялся. Эта биологическая революция связана с одним из наиболее эффективных способов фотосинтеза, используемым почти всеми ныне живущими автотрофами и включающим расщепление молекулы воды (H_2O) с высвобождением кислорода. В результате количество газообразного O_2

в атмосфере увеличивалось, а это имело два важных последствия.

Во-первых, часть кислорода во внешнем слое атмосферы превращалась в озон (O_3), который, накопившись в достаточном количестве, начал поглощать ультрафиолетовые лучи падающего на Землю солнечного света, губительные для живого. Около 450 млн. лет назад организмы, защищенные озоновым слоем, уже смогли выживать у поверхности воды и на суше.

Во-вторых, увеличение количества свободного кислорода дало возможность более эффективно использовать богатые энергией углеродсодержащие молекулы, образованные в ходе фотосинтеза, позволив организмам расщеплять и окислять их в процессе дыхания. Как показано в гл.6, дыхание дает значительно больше энергии, чем любое анаэробное (бескислородное) разложение.

До того как атмосфера стала *аэробной*, существовали только лишённые ядерных оболочек *прокариотические* клетки, генетический материал которых не организован в сложные хромосомы. Прокариот называют также «бактериями». Все виды организмов, жившие на Земле ранее примерно 1,5 млрд. лет тому назад, были гетеротрофными или автотрофными бактериями. Согласно палеонтологическим данным, увеличение концентрации свободного кислорода сопровождалось появлением первых *эукариотических* клеток, имеющих ядерные оболочки, особо устроенные хромосомы и ограниченные мембранами органеллы. Эукариотические организмы, отдельные клетки которых обычно зна-

чительно крупнее бактериальных, возникли около 1,5 млрд. лет назад, а многочисленными и разнообразными стали примерно 1 млрд. лет назад. Все живые существа, кроме бактерий, состоят из одной или многих эукариотических клеток.

Море и берег

На заре эволюционной истории основные фотосинтезирующие организмы представляли собой микроскопические клетки, плавающие под освещенной солнцем поверхностью воды. Энергетические ресурсы в виде углерод-, водород- и кислородсодержащих молекул были в избытке, однако по мере размножения клеточных колоний другие минеральные компоненты открытого океана быстро истощались (именно недостаток необходимых минеральных веществ считается ограничивающим фактором во всех современных проектах использования морской биомассы). В результате жизнь начала более интенсивно развиваться у берегов, где вода

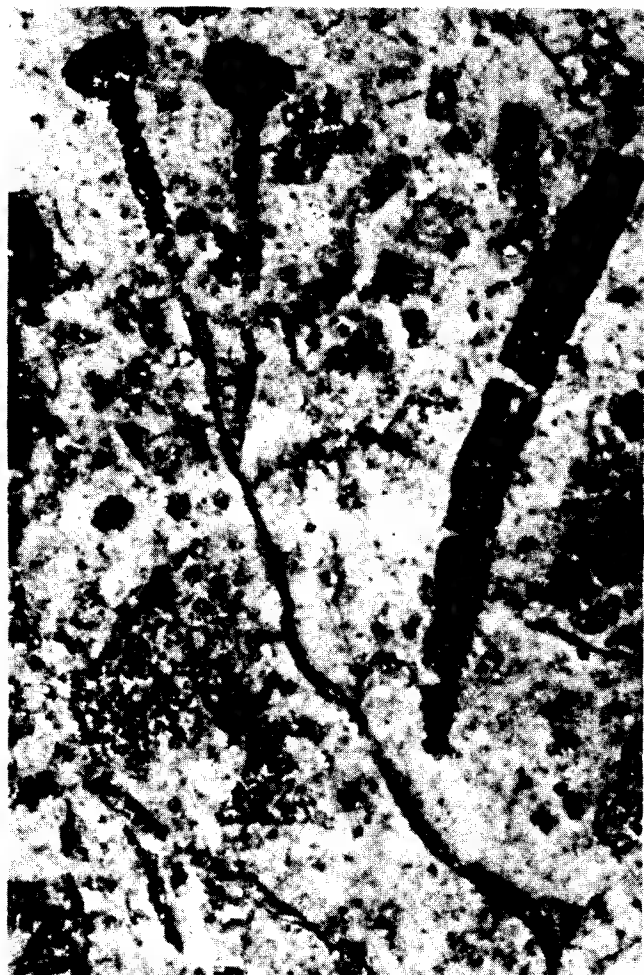


Рис. 1-5. Ископаемые остатки *Cooksonia*, одного из самых древних и простых среди известных растений, из позднесилурийских отложений (возраст 414—408 млн. лет). *Cooksonia* почти целиком состоит из разветвленной оси с верхушечными спорангиями — структурами, образующими споры

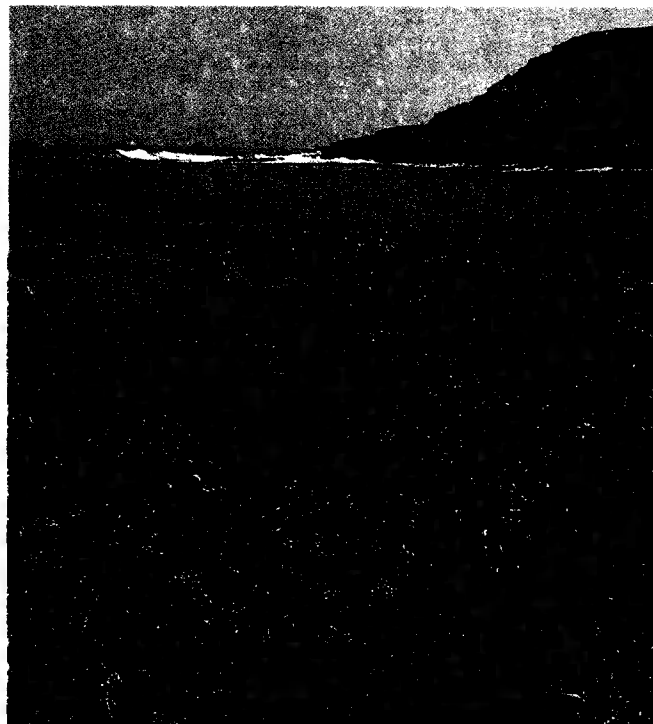


Рис. 1-6. На заре своей эволюции многоклеточные автотрофы прикрепились к прибрежным скалам. На фотографии показаны бурые водоросли на скалах к северу от Сан-Франциско (Калифорния) во время отлива. У этих организмов многоклеточность появилась независимо от других групп живых существ

обогащалась нитратами и минеральными солями, которые приносились с суши реками и смывались с нее прибойными волнами.

У скалистого побережья действует гораздо больше экологических факторов, чем в открытом море, и под влиянием новых условий организмы эволюционировали в сторону все большего усложнения своей структуры и увеличения разнообразия. Не менее 650 млн. лет назад возникли существа, состоящие из множества клеток, объединенных в единое многоклеточное тело (рис. 1-5). Эти примитивные организмы соответствуют ранним стадиям эволюции растений, грибов и животных. Их ископаемые остатки обнаружить значительно легче, чем в случае более простых существ, поэтому история жизни на Земле после появления первых многоклеточных изучена гораздо лучше.

В бурных прибрежных водах многоклеточным автотрофам было легче противостоять волнам, а взаимодействуя с каменистым дном, они дали начало новым формам. Обычно при этом развивались относительно мощные клеточные оболочки с опорной функцией и специализированные структуры для закрепления на твердом субстрате (рис. 1-6). Когда такие организмы увеличились в размерах, встала проблема снабжения пищей их слабо освещенных, находящихся на большей глубине частей, в которых не мог протекать фотосинтез. Под давлением этих новых обстоятельств появились специализированные, проводящие питательные вещества ткани, пронизывающие тело и связывающие его верхние части с нижними нефотосинтезирующими структурами.

Выход на сушу

Строение тела обычного растения легче всего объяснить на основе длительной эволюционной истории и особенно с учетом факторов, действовавших при выходе организмов на сушу. Потребности автотрофов относительно просты: свет, вода, углекислота для фотосинтеза, кислород для дыхания и некоторое количество минеральных веществ или неорганических ионов. На суше достаточно света, а также кислорода и углекислоты, которые, кроме того, циркулируют в воздухе быстрее, чем в воде, а почва обычно богата неорганикой. Таким образом, критическим фактором для освоения суши является вода.

Наземные животные, как правило, подвижны и могут отыскивать воду так же, как они отыскивают пищу. Грибы неподвижны, но живут в основном под поверхностью почвы или во влажном органическом субстрате, который дает им пищу. Растения используют альтернативную эволюционную стратегию. *Корни* закрепляют их в грунте и поглощают воду, необходимую для поддержания формы тела и фотосинтеза, а *стебли* служат опорой основным фотосинтезирующим органам — *листьям*. Вода непрерывно поступает в корневые волоски, движется вверх по корням и стеблям, а затем выводится наружу листьями. Все надземные части растения, в конечном счете участвующие в фотосинтезе, покрыты восковидной *кутикулой*, снижающей потери воды, но одновременно затрудняющей необходимый газообмен между растением и окружающим воздухом. Эта дилемма решается с помощью специальных отверстий — *устьиц*, которые открываются и закрываются в ответ на внешние и внутренние сигналы, помогая таким образом поддерживать нужное соотношение между расходом воды и потребностями в углекислоте и кислороде (рис. 1-7).

У молодых и у живущих один год растений (однолетников) стебель также является фотосинтезирующим органом. У более долговечных видов (многолетников) он зачастую утолщается, одревесневает и покрывается пробкой, которая, как и кутикула, снижает потери воды. В обоих случаях стебель служит для транспорта через *сосудистую* (проводящую) систему разнообразных веществ между фотосинтези-

рующими и нефотосинтезирующими частями растения. Эта система состоит из двух основных компонентов: *ксилемы*, по которой вода проходит вверх по растению, и *флоэмы*, разносящей питательные вещества, образованные в листьях и других фотосинтезирующих органах, по всему его телу. На присутствие именно такой эффективной проводящей системы указывает название основной группы растений — *сосудистые*.

В отличие от животных растения всю жизнь растут. Их рост обеспечивается *меристемами* — ограниченными участками тканей, постоянно сохраняющих эмбриональное состояние. *Верхушечные* (апоикальные) *меристемы*, расположенные на концах всех корней и побегов, обеспечивают удлинение растений. В результате корни все время отыскивают новые источники воды и минеральных веществ, а фотосинтезирующие органы всегда тянутся к свету. Рост за счет верхушечных меристем называется *первичным*. *Вторичный рост* обусловлен двумя латеральными меристемами — *сосудистым камбием* и *пробковым камбием* (феллогеном). Он приводит к утолщению стеблей, ветвей и корней.

Растения должны были также преодолеть ряд трудностей, связанных с размножением на суше. Сначала у них возникли устойчивые к сухости споры, а затем развились сложные многоклеточные структуры с гаметами (половыми клетками) внутри. У *семенных растений*, к которым относятся почти все обычные сухопутные виды, за исключением папоротников, мхов и печеночников, зародыш защищен от иссушения и врагов специальными покровами, образуемыми родительским организмом.

Итак, для сосудистого растения (рис. 1-8) характерны корневая система, служащая для закрепления в субстрате и поглощения из почвы воды и неорганических ионов, стебель или ствол, выносящий фотосинтезирующие части тела растения к источнику энергии, Солнцу, и листья, высокоспециализированные фотосинтезирующие органы. Корни, стебли и листья связаны между собой сложной и эффективной системой проведения питательных веществ и воды. Репродуктивные клетки растения погружены внутри многоклеточных структур, а у семенных растений зародыши защищены прочными покровами. Все эти признаки являются адаптациями к автотрофной жизни на суше.

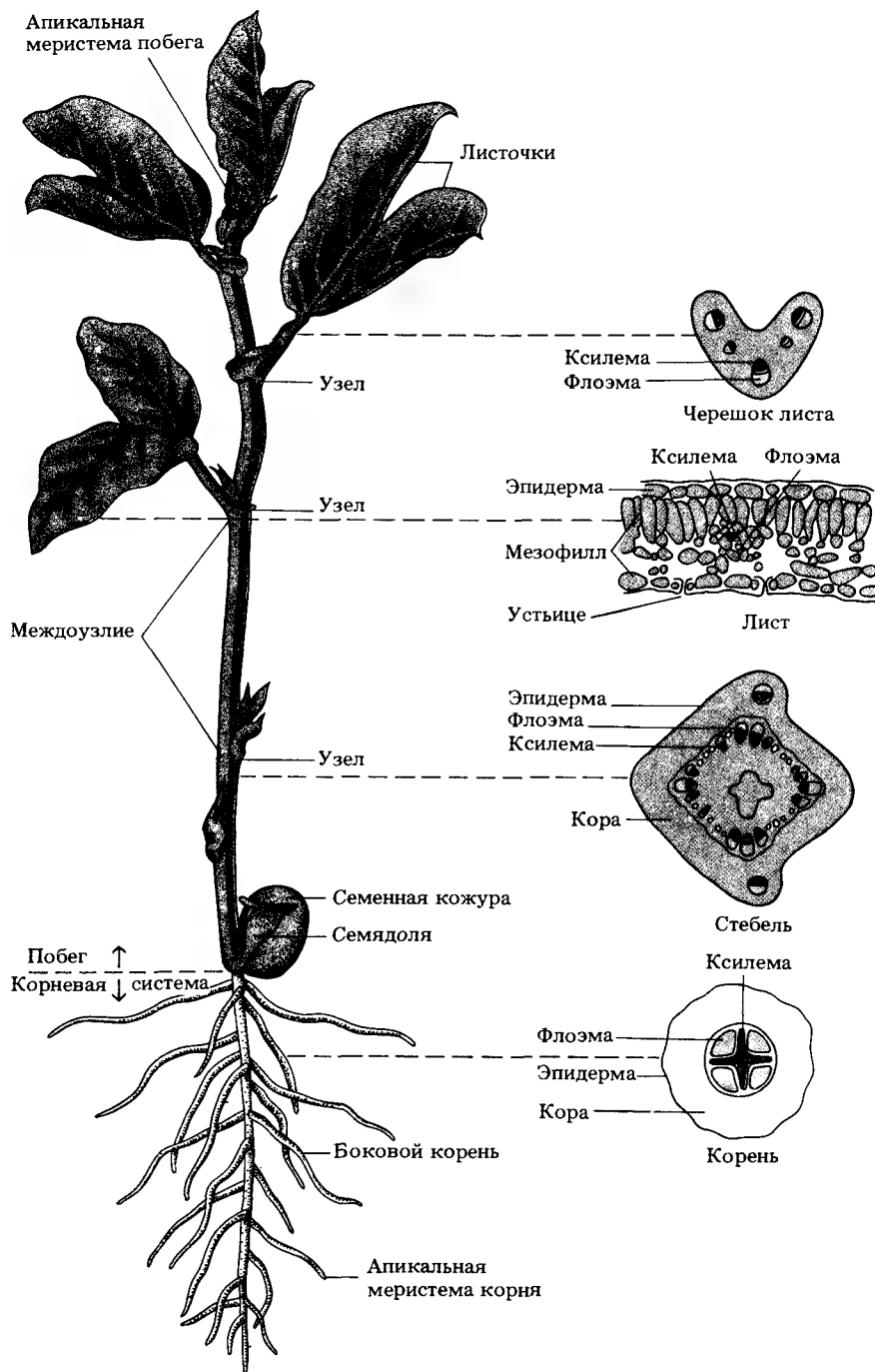
ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

Заселение суши растениями изменило облик континентов. Глядя с самолета на простирающиеся внизу пустыни или горные хребты, можно представить себе, как выглядел мир до этого исторического события. Но даже в таких на первый взгляд безжизненных областях тот, кто путешествует по земле, обнаружит удивительное разнообразие растений, рассеянных среди скал и песка. В зонах с более умеренным климатом и чаще выпадающими дождями растительные сообщества господствуют на суше, определяя ее характер. Фактически они в значительной степени образуют саму сушу. Дождевой тропический лес, луг, степь, тундра — эти слова вызывают представление об определенных ландшафтах (рис. 1-9), основными признаками которых являются растения, поднимаются ли они вокруг темно-зелеными лесными сводами, расстилаются под ногами ковром луговых цветов или колышутся, насколько хватает глаз, золотыми волнами степных злаков. Только при описании соответствующих *биомов*, т. е. природных сообществ большой протяженности, характеризующихся определенными, обусловленными кли-



Рис. 1-7. Поперечный срез развитого устьица листа сахарной свеклы (*Beta vulgaris*). Устьица — мелкие отверстия в надземных частях растения, степень открытия которых регулируется расположенными по их краям двумя замыкающими клетками

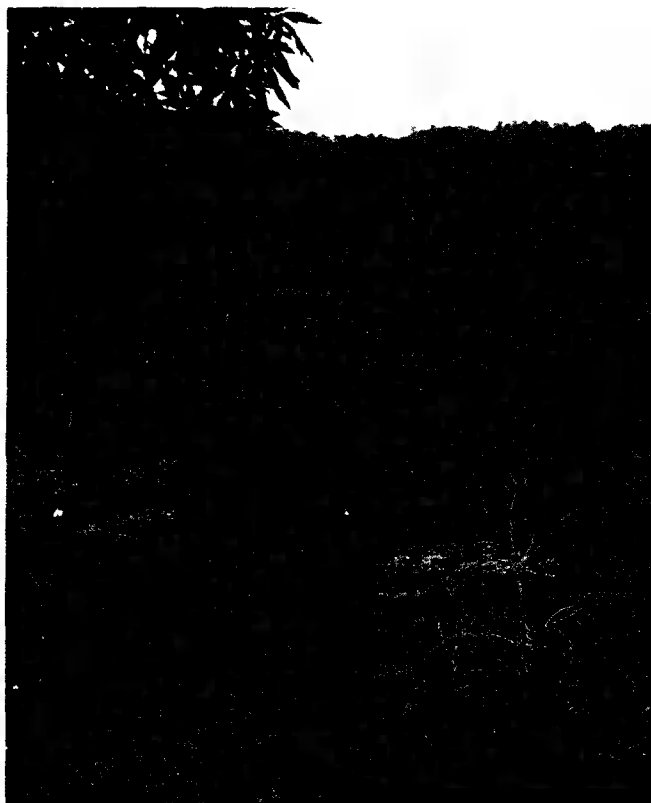
Рис. 1-8. Схема строения молодого экземпляра конских бобов (*Vicia faba*), на которой показаны основные вегетативные органы и ткани современного сосудистого растения. Органы — корень, стебель и лист — состоят из тканей, а ткани — из клеток с определенными структурой и функциями. Корни образуют корневую систему, а листья и стебель — побег. У подавляющего большинства сосудистых растений побег располагается над почвой, а корневая система — в почве. В отличие от корней стебли делятся на узлы и междоузлия. Узел — это часть стебля, к которой прикрепляется один или несколько листьев; междоузлие — участок стебля между двумя соседними узлами. У конских бобов первые настоящие листья разделены на два листочка каждый. Почки (зачаточные побеги) обычно возникают в пазухах листьев (верхних углах между ними и стеблем). Боковые корни образуются из внутренних тканей первичного корня. Сосудистые ткани — ксилема и флоэма — образуют непрерывную проводящую систему, пронизывающую все тело растения. Фотосинтез протекает в специализированной ткани — мезофилле листа



матом сочетаниями растений и животных, наряду с деревьями, кустарниками и травами учитываются и другие их признаки, например присутствие оленей, антилоп, кроликов или волков.

Как возникли обширные растительные сообщества, занимающие нередко значительные материковые площади? В какой-то мере мы можем проследить эволюцию образующих их видов растений и обитающих здесь же животных. Однако, даже обобщая все накопленные знания, мы еще только начинаем догадываться о несравненно более сложном развитии составляющих различные сообщества целых систем организмов. Вместе с окружающей их неживой средой они называ-

ются **экосистемами**. Ниже экосистемы рассматриваются более подробно; сейчас достаточно определить их как устойчивые общности сменяющихся поколений особей. Некоторые их компоненты, например крупные деревья, живут до нескольких тысяч лет, другие, в частности микроорганизмы, лишь несколько часов или даже минут, однако экосистемы в целом тяготеют к удивительной стабильности (не статичности!) и, достигнув равновесия, не меняются веками. Наши правнуки будут когда-нибудь гулять по лесу, который помнит наших прадедов. Там, где они видели сосну, шелковицу, чернику, полевку, и через несколько поколений (если,



А



Б



В



Г

Рис. 1-9. Эти фотографии иллюстрируют удивительное разнообразие биологических сообществ Земли. А — дождевой тропический лес (в данном случае на Тринидаде) — самый богатый и сложный биом на Земле. По крайней мере две трети всех видов организмов обитает в тропиках, где на одном гектаре могут расти столько же пород деревьев, сколько на всей территории США и Канады — примерно 700. Б — в листопадных лесах умеренной зоны, покрывающих большую часть восточ-

ных районов США и юго-восточной Канады, доминируют деревья, сбрасывающие листву с приближением холодной зимы. Ранней весной деревья здесь вновь покрываются яркой, свежей зеленью. В — саванны, тропические биомы, отличающиеся резко выраженным сухим сезоном. В Африке (показан знаменитый кратер Нгоронгоро в Танзании) они населены огромными стадами травоядных млекопитающих, например этими гну. Дерево на снимке — молочай. Г — области с климатом

средиземноморского типа встречаются на Земле редко. Для них характерны прохладная, влажная зима — время развития растений и жаркое, сухое лето, когда растения находятся в состоянии покоя. Показана западная окраина пустыни Мохаве в Калифорнии, близ Ланкастера, покрытая калифорнийскими маками и другими травянистыми видами, прекрасно растущими в таких условиях

конечно, лес еще сохранится) можно будет встретить в основном те же виды растений и животных, причем в очень близких к прежнему количествах.

Экосистема функционирует как единое целое несмотря на то, что многие входящие в ее состав организмы конкурируют за ресурсы. Фактически каждое живое существо, даже мельчайшая бактериальная клетка или спора гриба, служит пищей для других организмов. В результате солнечная энергия, поглощенная зелеными растениями, прежде чем рассеяться, переносится по тонко отрегулированным цепям, включающим разные группы организмов. Более того, взаимодействие их друг с другом и с неживой средой приводит к упорядоченному круговороту элементов, например азота и фосфора. Энергия должна постоянно подводиться к экосистеме, а элементы, входящие в состав организмов, возвращаются с их остатками в почву и после разложения их обитающими там грибами и бактериями вновь вступают в цикл. Перенос энергии и круговорот элементов включают сложную последовательность событий, в которой каждая группа организмов играет строго определенную роль, поэтому невозможно изменить ни одной составной части экосистемы без риска нарушить равновесие, от которого зависит ее стабильность.

Основу продуктивности практически всех экосистем составляют растения, водоросли и фотосинтезирующие бактерии — единственные формы живого, способные поглощать солнечную энергию и синтезировать органические молекулы, необходимые для жизни им самим и всем другим организмам. Существует примерно полмиллиона автотрофных видов и по крайней мере в 8 или 10 раз больше полностью зависящих от них гетеротрофных. Животные, включая человека, могут получать многие вещества, в том числе незаменимые аминокислоты, витамины и минеральные компоненты, только от растений или других фотосинтезирующих

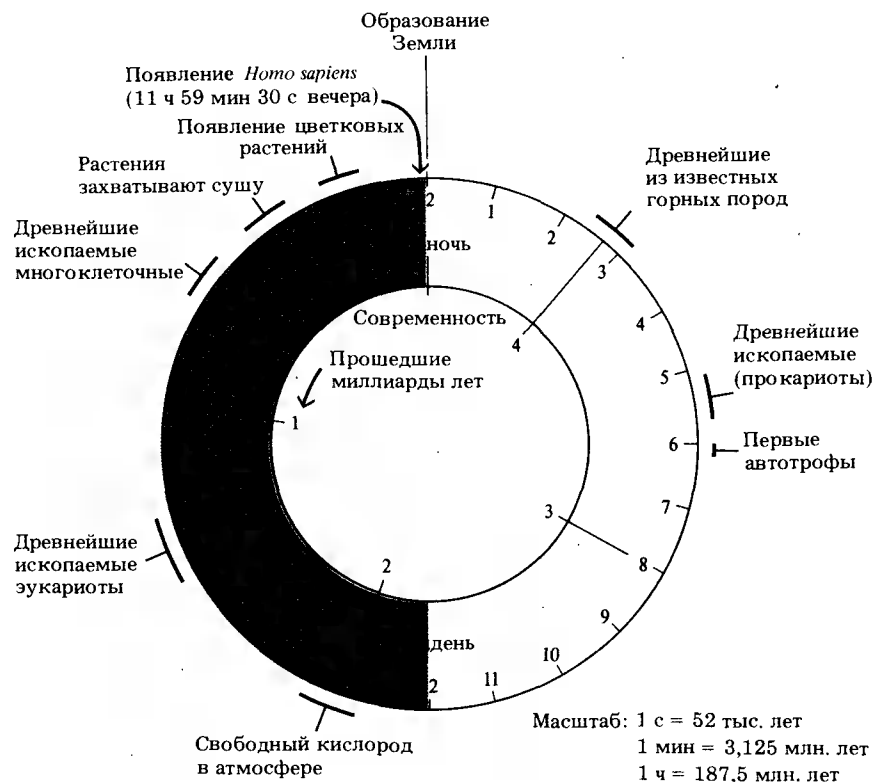
форм. Более того, кислород, выделяемый этими организмами в атмосферу, делает возможным само существование жизни на суше и в верхних слоях океана. Он необходим подавляющему большинству существ, включая самих автотрофов, для реакций энергетического обмена.

ПОЯВЛЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Люди появились в ходе органической эволюции относительно недавно (рис. 1-10). Если всю прошлую историю Земли представить в виде истекших суток (с началом в полночь), то клетки возникли в теплых морях перед рассветом, первые многоклеточные организмы — много позже захода солнца, а первый человек — всего полминуты назад (примерно 2 млн. лет тому назад). Однако он успел сильнее, чем любое другое животное, и почти так же, как сухопутные растения, изменить облик планеты, перестроив биосферу в соответствии со своими потребностями, честолюбивыми замыслами или капризами.

Развитие сельского хозяйства (подробнее см. гл. 30), начавшееся по крайней мере 11 000 лет назад, со временем позволило большому числу людей жить в городах. Это дало человеческой культуре возможность специализироваться и приобрести разнообразие. Одним из отличительных признаков каждой культуры является ее взгляд на саму себя и природу прочих живых существ, в том числе растений. В конечном счете наука биология появилась в человеческих сообществах, существование которых стало возможным в результате окультуривания растений. Раздел биологии, связанный с изучением растений, а также по традиции бактерий, грибов и фотосинтезирующих протистов (водорослей), называется *ботаникой*.

Рис. 1-10. Циферблат биологической эволюции. Жизнь в истории Земли возникла довольно рано (до 6 ч утра по 24-часовой шкале). Многоклеточных организмов не было вплоть до сумерек этих «суток», а *Homo sapiens* появился менее чем за минуту до полуночи



Ботаника как наука

Изучение растений продолжалось в течение тысячелетий, однако, подобно всем отраслям науки, оно разделилось на специализированные направления только за последние 300 лет. Немногим более 100 лет назад ботаника еще относилась к медицине, и ею занимались главным образом врачи, для которых она была увлечением или основным делом. Однако сейчас это — важная научная дисциплина с многими разделами. *Физиология растений* изучает, как растения функционируют, т. е. как они поглощают и преобразуют энергию, растут и развиваются. *Морфология растений* исследует форму растений, *анатомия растений* — внутреннее строение, *систематика*, или *таксономия растений*, занимается их названиями и классификацией. Среди многих других специальных областей назовем *цитологию* (изучение клеток), *генетику* (науку о наследственности) и *экологию*, исследующую взаимоотношения живых существ со средой.

В прошлом все организмы разделяли на растения и животных; с открытием микроскопических форм этот подход распространился и на них. Грибы считались растениями, вероятно, потому, что большинство их неспособно передвигаться и по форме роста они ближе к обычным зеленым растениям, чем к животным. Различия между бактериями и всеми прочими существами больше, чем разделяющие другие группы, что будет показано в следующей главе и более детально в гл. 11. Вирусы (гл. 12) фактически не являются живыми организмами, представляя собой лишь фрагменты генетического аппарата других существ, размножающиеся за счет изменения метаболизма клеток. Некоторые из них произошли от бактерий, другие, по-видимому, от эукариот.

К эукариотам относится много весьма различных групп одноклеточных организмов. Гетеротрофных эукариот, по традиции называемых простейшими, относят к животным, а автотрофных к растениям (водорослям). Однако для тех, кто детально изучает этих автотрофов и гетеротрофов, очевидно, что между ними существуют тесные взаимосвязи, и говорить о двух различных эволюционных линиях неправомерно. Поэтому теперь всех одноклеточных эукариот объединяют в царство протистов (Protista), подробно рассматриваемое в гл. 14 и 15. Несколько эволюционных линий водорослей (зеленые, бурые и красные) приобрели многоклеточность. Многоклеточными являются и все растения, связанные непосредственно только с зелеными водорослями, от которых, как считается, они и произошли в ходе заселения суши. Уникальное сочетание признаков — многоклеточности, наземного образа жизни, неподвижности, способности к фотосинтезу — оправдывает выделение растений в отдельное царство, понимаемое сейчас более узко, чем в прошлом.

В то время как растения питаются в результате фотосинтеза (за исключением немногих видов, которые утратили эту способность, но явно произошли от обычных), животные пищу заглатывают, а грибы (как показано в гл. 13) впитывают (абсорбируют), предварительно переварив выделенными наружу ферментами. Каждая из этих трех эволюционных линий многоклеточных считается отдельным царством эукариот; остальных эукариот (весьма неоднородную группу) относят к царству протистов.

В этой книге рассмотрены организмы, традиционно изучавшиеся ботаниками, т. е. растения, бактерии, вирусы, грибы и автотрофные протисты (водоросли), — фактически все живые существа, кроме животных, которыми занимаются зоологи. Хотя мы не включаем в растительное царство

водоросли, грибы, бактерии и вирусы и не будем называть их в этой книге растениями, они обсуждаются здесь по традиции, а также потому, что обычно входят в ботаническую часть учебной программы подобно тому, как сама ботаника считалась когда-то частью медицины. Однако следует иметь в виду, что *вирусология*, *бактериология*, *фикология* (наука о водорослях) и *микология* (наука о грибах) — вполне самостоятельные, общепризнанные области знания.

Ботаника и будущее

В гл. 1 мы затронули широкий круг проблем от происхождения жизни на Земле до эволюции растений, экосистем и развития земледелия и цивилизации. Эти серьезные вопросы представляют интерес для многих людей различных специальностей. Перед ботаниками и агрономами стоит насущная задача — прокормить быстро растущее население планеты, о чем говорится в гл. 30. Современные растения — наиболее перспективный возобновляемый источник энергии для человеческой деятельности, а ископаемые растения образовали огромные запасы газа, нефти и угля, от которых зависит вся современная промышленная цивилизация. Роль растений, а также водорослей и фотосинтезирующих бактерий заслуживает нашего внимания и по другой, более важной причине. Как продуценты мировой экосистемы эти организмы снабжают все остальные существа, включая человека, энергией, кислородом и многими другими жизненно необходимыми веществами. Изучив ботанику, легче оценить важнейшие экологические проблемы современности и, поняв их, способствовать созданию более здорового мира.

Новые поразительные возможности использования растений человеком, открывшиеся в последние годы, обсуждаются на протяжении всей этой книги. Сейчас можно стимулировать их рост, бороться с вредителями и сорняками и получать гибриды значительно эффективнее, чем когда-либо прежде. Значение этих новых методов непрерывно возрастает с увеличением числа научных открытий и возможностей их практического применения. Например, генная инженерия (обсуждаемая в гл. 30) позволяет в принципе переносить естественные или синтетические гены от одних видов растений и животных другим для получения определенных признаков. Этот подход, впервые примененный в 1973 г., уже стимулировал миллиардные капиталовложения, увеличив надежды на решение многих стоящих перед человечеством проблем.

Будущие открытия, несомненно, превзойдут самые смелые мечты, намного раздвинув пределы нынешних знаний.

Переходя к гл. 2, в которой наше внимание сосредоточится на невидимой невооруженным глазом клетке, важно помнить об этих более общих вопросах. Основные представления о биологии растений полезны сами по себе и необходимы для многих областей деятельности. Вместе с тем ботаника оказывается все теснее связанной с ключевыми проблемами общества и теми трудными решениями, которые придется принимать в ходе их преодоления. От наших знаний зависит наше собственное будущее, будущее планеты и всех растений — идет ли речь об отдельных видах или о компонентах экосистем, от которых зависит существование всего живого, в том числе и человека. Таким образом, эта книга предназначается не только будущим ботаникам — учителям или исследователям, — но и всем образованным людям, как ученым, так и непрофессионалам, кому предстоит искать эти решения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лишь несколько групп организмов — растения, водоросли и некоторые бактерии — способны поглощать энергию Солнца и запасать ее в органических молекулах в ходе фотосинтеза. Фактически вся жизнь на Земле прямо или косвенно зависит от этого процесса.

Нашей планете около 4,5 млрд. лет. Считается, что первоначально ее атмосфера состояла в основном из газообразного азота и довольно большого количества водяного пара и углекислоты. На четыре элемента, образующие эти вещества — углерод, водород, азот и кислород, — приходится около 98% массы всех живых организмов. В грозовой первичной атмосфере Земли молекулы газов самопроизвольно соединялись в новые более крупные молекулы. Кислород, составляющий сейчас около 21% земной атмосферы, практически отсутствовал, пока его в большом количестве не начали производить фотосинтезирующие организмы. В результате ультрафиолетовые лучи (от которых мы защищены сейчас слоем озона, одного из соединений кислорода) достигали поверхности Земли, содействуя синтезу новых молекул.

Сначала появились гетеротрофы — организмы, питающиеся органическими соединениями или другими организмами. Возраст самых древних известных ископаемых 3,5 млрд. лет. Автотрофные организмы, способные синтезировать питательные вещества в процессе фотосинтеза, возникли не позднее 3,4 млрд. лет назад. Примерно 1,5 млрд. лет назад появились эукариоты с более крупными, чем у уже существовавших бактерий-прокариот, и намного сложнее устроенными клетками. Эволюция многоклеточных эукариот началась не позднее 650 млн. лет назад, и около 450 млн. лет назад они начали осваивать сушу.

Растения представляют собой в основном наземную группу, одну из эволюционных линий, объединяющих только или главным образом многоклеточные организмы. Другие крупные группы — грибы, впитывающие пищу, и животные, которые ее заглатывают. Одноклеточные эукариоты относятся к царству протистов вместе с тремя более мелкими группами многоклеточных эукариот — красными, бурыми и зелеными водорослями. Все шесть линий многоклеточных произошли независимо от одноклеточных протистов.

Растения, эволюционировавшие из зеленых водорослей, приобрели ряд специфических адаптаций к жизни на суше. Они развиты у представителей господствующей группы — сосудистых растений — и включают восковидную кутикулу, пронизанную специальными отверстиями — устьицами,

через которые осуществляется газообмен; эффективную проводящую систему из ксилемы, доставляющей воду и поглощенные питательные вещества по стеблям от корней к листьям, и флоэмы, разносящей продукты фотосинтеза ко всем частям растения. Увеличение в длину происходит за счет первичного, а в толщину — за счет вторичного роста; эти процессы связаны с меристемами — зонами быстрого деления клеток.

Эволюция растений сопровождалась становлением биомов — крупных наземных сообществ, включающих и животных. Взаимодействующие системы, состоящие из биомов и окружающей их неживой среды, называются экосистемами. Человек, появившийся около 2 млн. лет назад, по меньшей мере 11 000 лет назад изобрел земледелие, став в результате господствующей на Земле экологической силой. Люди использовали знание растений в интересах собственного развития и будут делать это с еще большим размахом в будущем.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Dickerson R.: "Chemical Evolution and the Origin of Life". Scientific American **239** (3), 62—78 (1978).

Блестящий краткий рассказ о химических изменениях, которые, как считается, происходили в процессе развития жизни на Земле.

Groves D. I., Dunlop J. S. R., Buick R.: "An Early Habitat of Life", Scientific American, **245** (4), 64—73 (1981).

Живое описание болотистой равнины в Австралии, где около 3,5 млрд. лет назад могли обитать микроорганизмы.

Margulis L., Early Life, Science Books International, Inc, Boston, 1982.

Прекрасный очерк эволюции жизни на Земле и ее истории примерно от 3,5 млрд. до 700 млн. лет назад, полупопулярный по стилю и легко читаемый.

Milne D., Raup D., Billingham I., Niklas K., Padian K. (Eds.): The Evolution of Complex and Higher Organisms, National Aeronautics and Space Administration Special Publication SP-478, U. S. Government Printing Office, 1985.

Следы истории жизни на Земле и ход эволюции; актуальное и содержательное описание направлений будущих исследований.

Schopf J. W., Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution Princeton University Press, Princeton, N. J., 1983.

Блестящая подборка данных о древнейшей истории Земли до появления эукариотических клеток.

Глава 2

Эукариотическая клетка

Клетки — структурные и функциональные единицы живых организмов (рис. 2-1). Мельчайшие живые организмы состоят из одной клетки. Самые крупные — из миллиардов клеток, каждая из которых выполняет определенную функцию и относительно независима. Идея о том, что все организмы построены из клеток, стала одним из наиболее важных теоретических достижений в истории биологии, поскольку создала единую основу для изучения всех живых существ. На клеточном уровне даже наиболее отдаленные виды весьма схожи по строению и биохимическим свойствам. *Клеточная теория* была сформулирована в начале XIX в. задолго до создания Дарвином *теории эволюции*, но эти две фундаментальные концепции тесно связаны между собой. В сходстве клеток мы улавливаем отзвук длительной эволюции, связывающей современные организмы, включая и растения, и нас с вами, с первыми клеточными структурами, возникшими на Земле миллиарды лет назад.

Существует много различных типов клеток. Тело человека состоит более чем из ста типов клеток. В чайной ложке прудовой воды обнаруживается не один одноклеточный организм, а весь пруд, вероятно, населяет несколько сотен их видов. Растения состоят из клеток, внешне совершенно непохожих на клетки человеческого организма, а у насекомых имеются типы клеток, не встречающиеся ни у растений, ни у позвоночных. Таким образом, существенная черта клеток — их разнообразие.

Другой, еще более существенной чертой является их сходство. Каждая живая клетка представляет собой замкнутую и отчасти независимую единицу, окруженную плазматической мембраной, или плазмалеммой (часто называемой просто клеточной мембраной), которая контролирует транспорт веществ и обеспечивает структурную и биохимическую обособленность клетки от окружающей среды. Внутреннее пространство клетки заполнено цитоплазмой, которая у большинства клеток содержит ряд органелл и растворенные или суспендированные вещества. Кроме того, каждая клетка содержит ДНК, в которой закодирована генетическая информация (см. гл. 8). Генетический код одинаков у всех организмов, будь то бактерия, дуб или человек.

ПРОКАРИОТЫ И ЭУКАРИОТЫ

Все организмы можно разделить на две основные группы: *прокариоты* и *эукариоты*. Эти термины происходят от греческого слова *kaíon*, означающего ядро (ореха). Термин *прокариота* означает «доядерный», а *эукариота* — «имеющий хорошее, или настоящее, ядро».

Прокариот называют также бактериями. К ним относятся и цианобактерии, или сине-зеленые водоросли (см. гл. 11). Основное отличие прокариотических клеток от эукариотических заключается в том, что их ДНК не организована в хромосомы — сложные, содержащие белок структуры — и не окружена мембраной (рис. 2-2). У бактерий отсутствуют и другие мембранные структуры, выполняющие определенные функции.

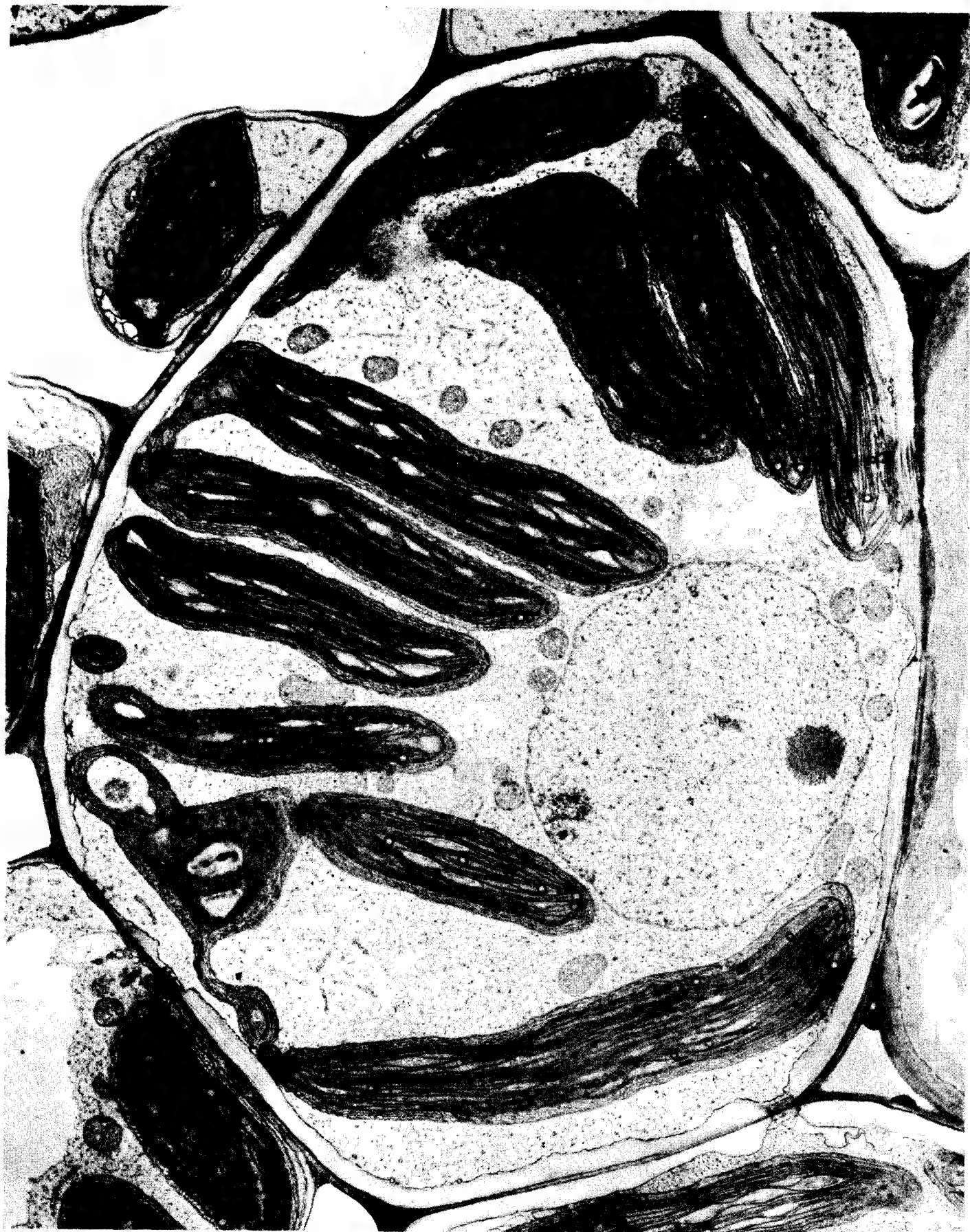
Эукариотические клетки разделены на отдельные компартменты (отсеки) (рис. 2-1). ДНК, связанная с белком, организована в хромосомы, которые располагаются в ядре, окруженном двойной мембраной (ядерной оболочкой). Эукариотические клетки обычно крупнее прокариотических.

Разделение эукариотических клеток на компартменты осуществляется с помощью мембран. Мембраны клеток различных организмов, видимые в электронный микроскоп, выглядят трехслойными (рис. 2-3). Два темных слоя толщиной около $25\text{\AA}$ каждый разделены более светлым слоем толщиной около $35\text{\AA}$. Для обозначения мембраны с трехслойной организацией употребляют термин *элементарная мембрана*.

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Растительная клетка состоит, как правило, из более или менее жесткой *клеточной оболочки*¹ и *протопласта*. Термин *протопласт* происходит от слова *протоплазма*, которое долго применялось для обозначения живого содержимого

¹ Наряду с термином «клеточная оболочка» встречается и равнозначный — «клеточная стенка». Однако в русской литературе по цитологии и анатомии растений термин «клеточная оболочка» принят как приоритетный. — *Прим. перев.*



0,1 μm

клетки. Протопласт — это протоплазма индивидуальной клетки; в растительной клетке — протоплазма, ограниченная клеточной оболочкой.

Протопласт состоит из *цитоплазмы* и *ядра* (см. табл. 2-1). В цитоплазме находятся органеллы (такие, как рибосомы, микротрубочки, пластиды и митохондрии) и мембранные системы (эндоплазматический ретикулум и диктиосомы). Их можно подробно рассмотреть только в электронный микроскоп. Кроме того, цитоплазма включает в себя цитоплазматический матрикс, или *основное вещество*, в которое погружены органеллы и мембранные системы. Цитоплазма отделена от клеточной оболочки *плазматической мембраной*, которая представляет собой элементарную мембрану. В отличие от большинства животных клеток в цитоплазме растительных клеток содержатся одна или несколько *вакуолей*. Вакуоли — это пузырьки, заполненные жидкостью и окруженные элементарной мембраной, называемой *тонопластом*.

В живой растительной клетке основное вещество находится в постоянном (рис. 2-4) движении. Можно видеть, как органеллы и другие включения вовлекаются в это движение, называемое током цитоплазмы, или *циклозом*. Циклоз прекращается в мертвых клетках. Он, несомненно, облегчает передвижение веществ в клетке и обмен ими между клеткой

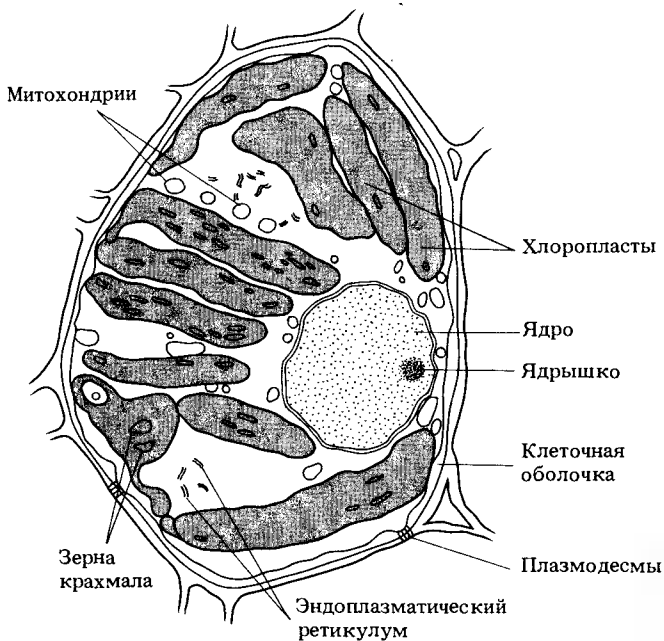


Рис. 2-1. Слева — поперечный срез растительной клетки (обкладки проводящего пучка листа кукурузы *Zea mays*) под электронным микроскопом. На рисунке справа обозначены некоторые клеточные структуры.

Ядро —местилище генетической информации (видно внизу справа). В ядре хорошо различимо ядрышко. Видны также хлоропласты (органеллы, в которых осуществляется фотосинтез) и митохондрии (органеллы, в которых питательные вещества расщепляются с выделением и запасанием энергии). Некоторые хлоропласты содержат светлые овальные зерна крахмала

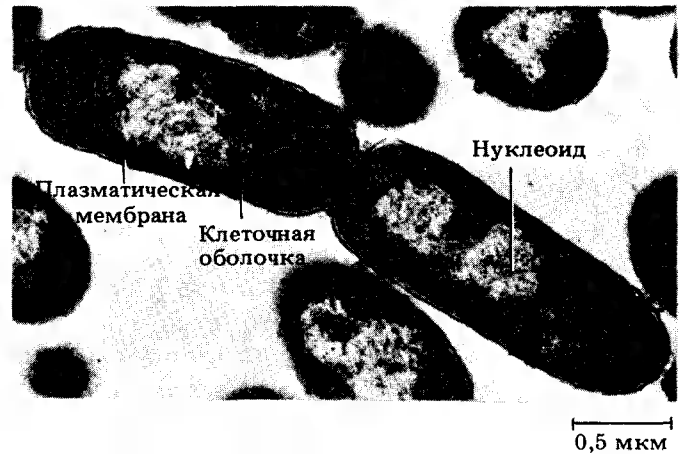


Рис. 2-2. Бактерия *Escherichia coli* — обычный и, как правило, безвредный обитатель пищеварительного тракта человека, пример прокариотической клетки. Этот палочковидный организм имеет клеточную оболочку, плазматическую мембрану и цитоплазму. Видны две разделившиеся клетки, которые полностью еще не отделились друг от друга. ДНК находится в менее гранулярном участке — нуклеоиде, расположенном в центре клетки. Из-за многочисленных рибосом, в которых осуществляется синтез белка, цитоплазма выглядит гранулярной. Рибосомы — маленькие тельца диаметром около 20 нм



Рис. 2-3. При большом увеличении клеточная мембрана выглядит трехслойной (темный — светлый — темный слои). На фотографии можно увидеть плазматические мембраны (отмечены стрелками) по обе стороны от общей оболочки между двумя клетками эндодермы листа папоротника *Vittaria guineensis*. Такие мембраны называют элементарными

Таблица 2-1. Компоненты растительной клетки

Клеточная оболочка	Срединная пластинка Первичная оболочка Вторичная оболочка Плазмодесмы	
Протопласт	Ядро	Ядерная оболочка Нуклеоплазма Хроматин Ядрышко
	Цитоплазма	Плазматическая мембрана Основное вещество (микротрабекулярная решетка) Органеллы, окруженные двойной мембраной Пластиды Митохондрии Органеллы, окруженные одной мембраной Микротельца Вакуоли (тонопласт) Эндоплазматическая система Эндоплазматический ретикулум Диктиосомы Пузырьки Цитоскелет Микротрубочки Микрофиламенты Рибосомы
Эргастические вещества ¹⁾	Кристаллы Антоцианы Крахмальные зерна Таннины Жиры, масла, воска Белковые тельца	

¹⁾ Могут находиться в клеточной стенке, основном веществе и/или органеллах.

и окружающей средой. Однако основная функция циклоза неизвестна.

ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА

Среди многочисленных мембран клетки в плазматической мембране наиболее ясно выражена трехслойность (темный — светлый — темный слой). Для растительных клеток обычны инвагинации (впячивания) плазматической мембраны.

Плазматическая мембрана выполняет следующие функции: (1) участвует в обмене веществ между клеткой и окружающей средой (см. гл. 4); (2) координирует синтез и сборку целлюлозных микрофибрилл клеточной оболочки; (3) передает гормональные и внешние сигналы, контролирующие рост и дифференцировку клеток.

ЯДРО

Ядро — часто наиболее заметная структура в цитоплазме эукариотической клетки. Ядро выполняет две важные функции: (1) контролирует жизнедеятельность клетки, определяя, какие белки и в какое время должны синтезироваться (см. гл. 8); (2) хранит генетическую информацию и передает ее дочерним клеткам в процессе клеточного деления.

Ядро эукариотической клетки окружено двумя элементами мембранами, образующими ядерную оболочку.

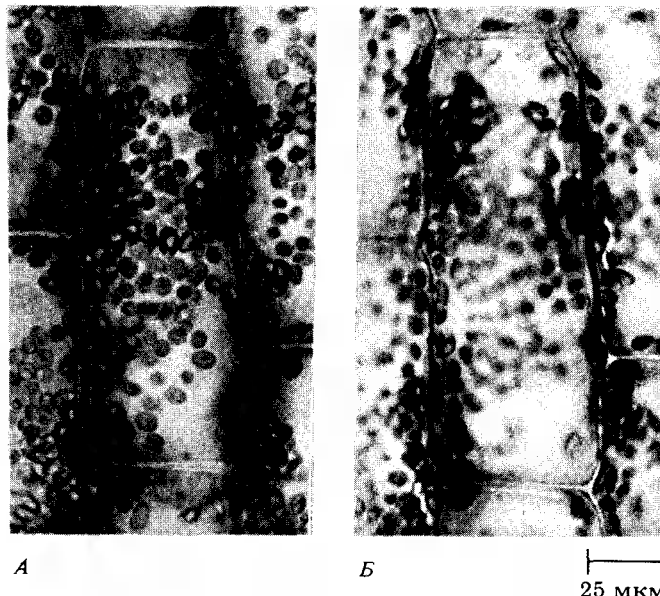


Рис. 2-4. Клетка элодеи. А. Поверхность клетки. Б. Срединная часть клетки. Многочисленные дископодобные структуры — это хлоропласты, расположенные вдоль клеточной оболочки. При взгляде сверху (А) хлоропласты имеют округлые очертания. Б. Хлоропласты обращены своими широкими плоскостями к стенке и кажутся удлинёнными. Отметим отсутствие хлоропластов в центре клетки (Б), т. е. в вакуоли

Она пронизана многочисленными порами диаметром от 30 до 100 нм, видимыми в электронный микроскоп (см. рис. 2-5). Пores — это не просто отверстия в оболочке: они имеют сложную структуру. Наружная мембрана ядерной оболочки в некоторых местах объединяется с эндоплазматическим ретикулумом. Ядерную оболочку можно рассматривать как специализированную, локально дифференцированную часть эндоплазматического ретикулума.

В ядре, окрашенном специальными красителями, можно различить тонкие нити и глыбки хроматина и нуклеоплазму, или основное вещество ядра. Хроматин состоит из ДНК, связанной с большим количеством специальных белков — гистонов. В процессе клеточного деления хроматин все более уплотняется и в конце концов собирается в хромосомы. Недавно было высказано предположение, что в неделящихся (интерфазных) ядрах хромосомы (хроматин) прикреплены к ядерной оболочке в одном или нескольких местах. Генетическая информация у прокариот и эукариот закодирована в молекулах ДНК. Содержание ДНК в одной клетке эукариот значительно выше, чем в бактериальной клетке. У бактерий молекулы ДНК свободно располагаются в цитоплазме, а у эукариот они организованы в хромосомы, находящиеся в ядре.

Организмы различаются по числу хромосом в соматических (неполовых) клетках. Пустынный однолетник *Haplopappus gracilis* имеет 4 хромосомы; капуста — 20; подсолнечник — 34; пшеница — 42; человек — 46; а один из видов папоротника *Ophioglossum* — около 1250. Половые клетки, или гаметы

ты, имеют только половину количества хромосом, характерного для соматических клеток организма. Число хромосом в гаметах называют *гаплоидным* (одинарным), в соматических клетках — *диплоидным* (двойным). Клетки, имеющие более двух наборов хромосом, называют *полиплоидными*.

Под световым микроскопом в ядре можно различить сферические структуры — *ядрышки*. В каждом ядре имеется одно или несколько ядрышек, которые заметны в неделящихся ядрах (рис. 2-1). В ядрышках синтезируются рибосомные РНК. Обычно в ядрах диплоидных организмов имеются два ядрышка, по одному для каждого гаплоидного набора хромосом. Состоя в основном из белка, ядрышки содержат около 5% РНК.

ПЛАСТИДЫ

Наряду с вакуолями и клеточной оболочкой *пластиды* — характерные компоненты растительных клеток. Каждая пластида окружена собственной оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран. Внутри пластиды различают мембранную систему и более или менее гомогенное вещество — *строму*. Зрелые пластиды обычно классифицируют на основании содержащихся в них пигментов.

Хлоропласты, в которых протекает фотосинтез (см. гл. 7), содержат хлорофиллы и каротиноиды. Хлоропласты растений обычно имеют форму диска диаметром от 4 до 5 мкм. В одной клетке мезофилла («середины листа») может находиться 40—50 хлоропластов; в квадратном миллиметре

листа — около 500 000. В цитоплазме хлоропласты обычно располагаются параллельно клеточной оболочке, как показано на рис. 2-6.

Внутренняя структура хлоропласта довольно сложна (рис. 2-7). Строма пронизана развитой системой мембран, имеющих форму плоских пузырьков, называемых *тилакоидами*. Каждый тилакоид, так же как и оболочка хлоропласта, состоит из двух мембран. Считается, что тилакоиды образуют единую систему. Как правило, тилакоиды собраны в стопки — так называемые *граны*, напоминающие столбики монет. Тилакоиды отдельных гран связаны друг с другом тилакоидами стромы, или межгранными тилакоидами. Хлорофиллы и каротиноиды встроены в тилакоидные мембраны. Хлоропласты зеленых водорослей и растений часто содержат зерна крахмала и мелкие липидные (жировые) капли. Крахмальные зерна — это временные хранилища продуктов фотосинтеза (рис. 2-1). Они могут исчезнуть из хлоропластов растения, находящегося в темноте всего лишь 24 ч, и появиться вновь уже через 3—4 ч после переноса растения на свет.

Хлоропласты — полуавтономные органеллы и в некотором отношении напоминают бактерии. Например, рибосомы как бактерий, так и хлоропластов на одну треть меньше рибосом эукариот. Синтез белка на рибосомах бактерий и хлоропластов подавляется антибиотиком хлорамфениколом, не оказывающим подобного действия в клетках эукариот. Кроме того, и бактерии, и хлоропласты имеют один или несколько нуклеоидов — светлых, лишенных гран участков,

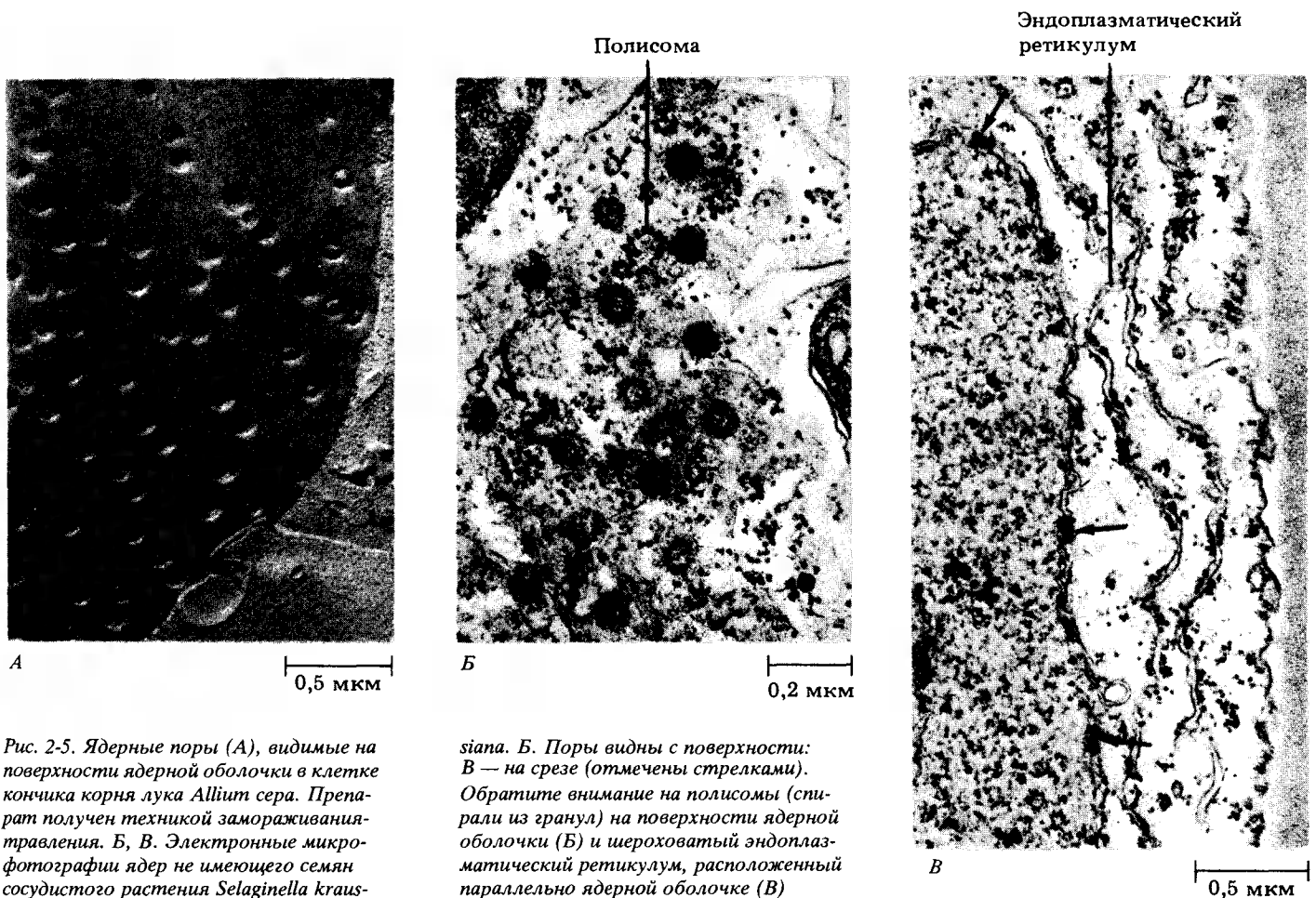


Рис. 2-5. Ядерные поры (А), видимые на поверхности ядерной оболочки в клетке кончика корня лука *Allium cepa*. Препарат получен техникой замораживания-травления. Б, В. Электронные микрофотографии ядер не имеющего семян сосудистого растения *Selaginella kraussiana*.

Б. Поры видны с поверхности: В — на срезе (отмечены стрелками). Обратите внимание на полисомы (спирали из гранул) на поверхности ядерной оболочки (Б) и шероховатый эндоплазматический ретикулум, расположенный параллельно ядерной оболочке (В)

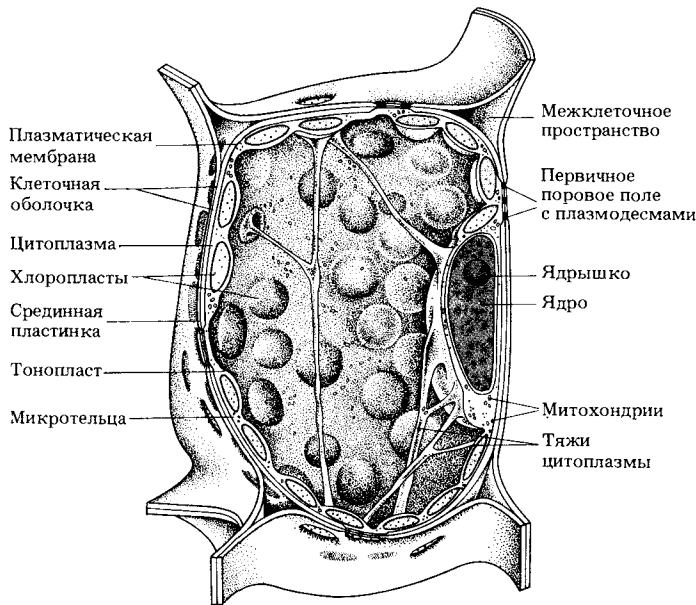


Рис. 2-6. Трехмерная схема растительной клетки, содержащей хлоропласты. Многочисленные хлоропласты располагаются в цитоплазме вдоль клеточной оболочки, к которой они обращены своими широкими поверхностями. Основной объем клетки занят вакуолю, пронизанной тяжами цитоплазмы. Ядро расположено вдоль оболочки, в других случаях оно может быть подвешено на тяжах цитоплазмы в центре вакуоли и окружено тонким слоем цитоплазмы

содержащих тьяжи ДНК. ДНК пластид и бактерий организована сходным образом, а именно: не окружена мембраной, не связана с гистонами и обычно существует в кольцевой форме.

Генетический код пластидной ДНК в настоящее время изучается в нескольких лабораториях. В изолированных хлоропластах осуществляется синтез РНК, который, как будет показано в гл. 8, обычно контролируется только хромосомной ДНК. Образование хлоропластов и синтез находящихся в них пигментов в значительной степени контролируются хромосомной ДНК, малопонятным образом взаимодействующей с ДНК хлоропластов. Тем не менее в отсутствие собственной ДНК хлоропласты не формируются.

Хлоропласты могут считаться основными клеточными органеллами, поскольку первыми стоят в цепи преобразования солнечной энергии, в результате которого мы получаем пищу и топливо. В хлоропластах протекает не только фотосинтез. Они участвуют и в синтезе аминокислот и жирных кислот, служат хранилищем временных запасов крахмала.

Хромопласты (от греч. *chroma* — цвет) — пигментированные пластиды (рис. 2-8). Многообразные по форме хромопласты не имеют хлорофилла, но синтезируют и накапливают каротиноиды, которые придают желтую, оранжевую и красную окраску цветкам, старым листьям (см. гл. 7), плодам и корням. Хромопласты могут развиваться из зеленых хлоропластов; последние при этом теряют хлорофилл и внутренние мембранные структуры и накапливают каротиноиды. Это происходит, например, при созревании многих фруктов. Точная функция хромопластов неизвестна, хотя в некоторых случаях они привлекают насекомых и других животных, с которыми вместе эволюционировали (см. гл. 29).

Лейкопласты (рис. 2-9) — непигментированные пластиды. Некоторые синтезируют крахмал (*амилопласты*; рис. 2-10 и 2-11), другие, по-видимому, способны к образованию разных веществ, в том числе липидов и белков. На свету лейкопласты могут превращаться в хлоропласты.

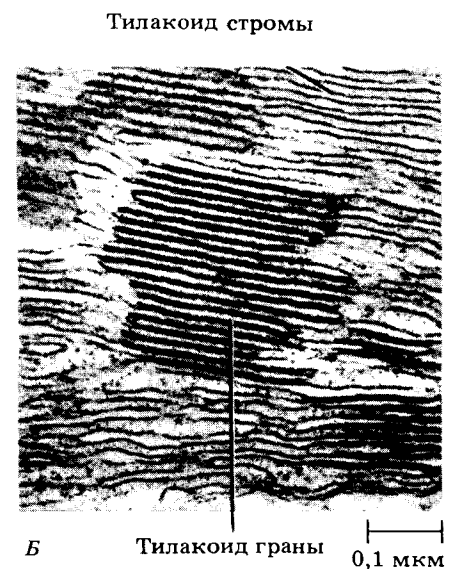
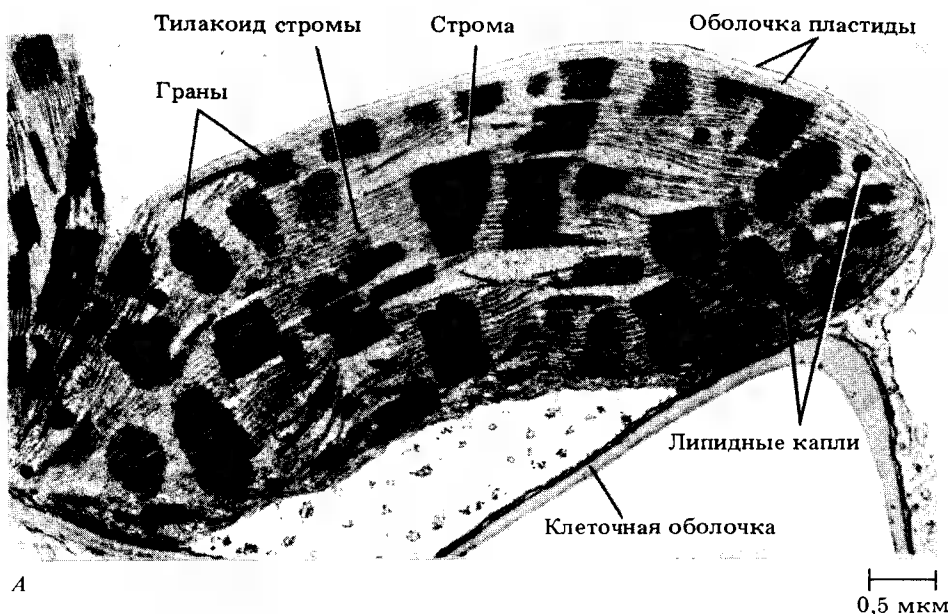


Рис. 2-7. А. Хлоропласт листа кукурузы (*Zea mays*). Б. Граны, состоящие из

стопок дископодобных тилакоидов. Тилакоиды гран соединяются посред-

ством других тилакоидов, обычно называемых тилакоидами стромы

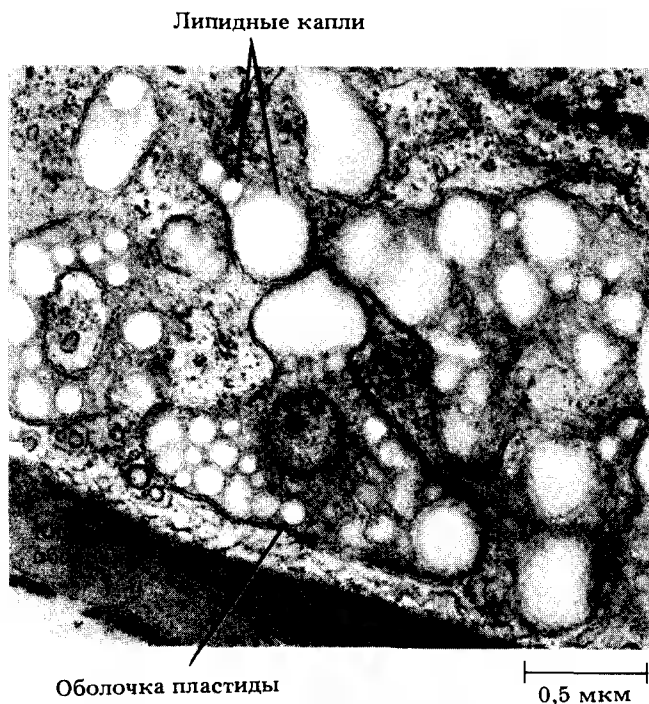


Рис. 2-8. Хромопласты из лепестка ноготков (*Tagetes*). Каждый хромопласт содержит многочисленные липидные капли, в которых откладываются пигменты, определяющие цвет лепестков

Пропластиды — мелкие бесцветные или бледно-зеленые недифференцированные пластиды, которые находятся в меристематических (делящихся) клетках корней и побегов. Они являются предшественниками других, более дифференцированных пластид — хлоропластов, хромопластов и амилопластов (рис. 2-12). Если развитие пропластид в более дифференцированные структуры задерживается из-за отсутствия света, в них может появиться одно или несколько *проламеллярных телец*, представляющих собой полукристаллические скопления трубчатых мембран (рис. 2-13). Пластиды, содержащие проламеллярные тельца, называют *этиопластами*. Этиопласты превращаются в хлоропласты на свету;



Рис. 2-9. Лейкопласты, группирующиеся вокруг ядра в эпидермальных клетках листа *Zebrina*

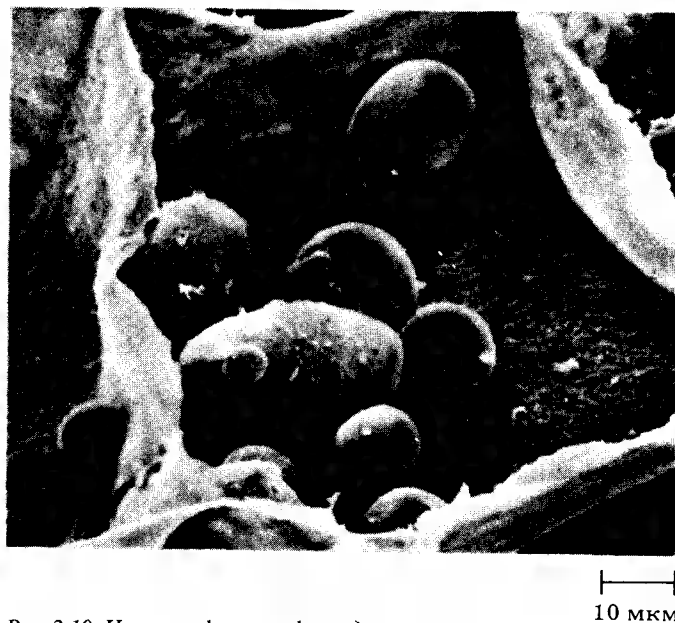


Рис. 2-10. На микрофотографии, сделанной с помощью сканирующего электронного микроскопа, видны сферические и яйцевидные крахмальные зерна в клетке картофеля (*Solanum tuberosum*). Крахмальные зерна образуются в амилопластах, по одному зерну в пластиде

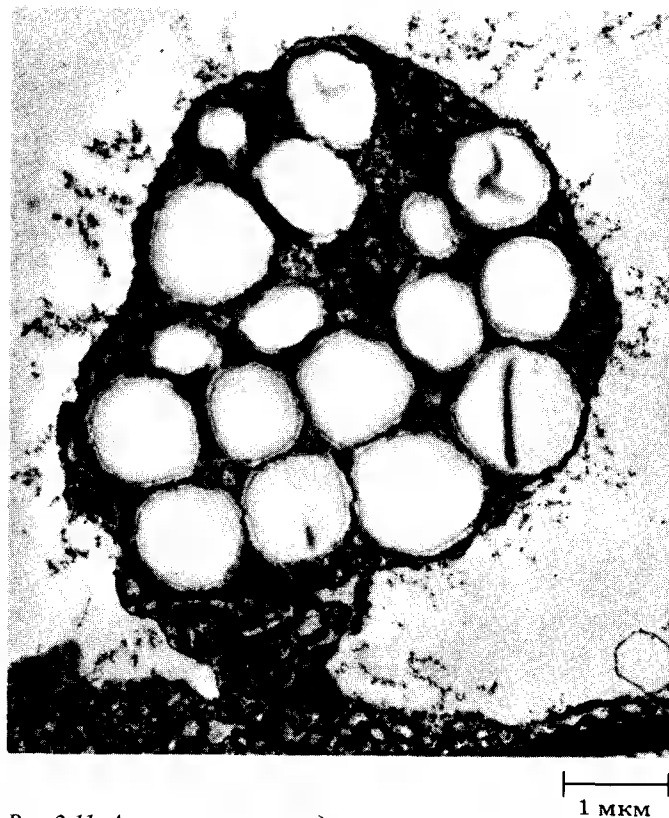


Рис. 2-11. Амилопласт из зародышевого мешка сои (*Glycine max*). Округлые светлые тельца — крахмальные зерна, более мелкие темные — липидные капли

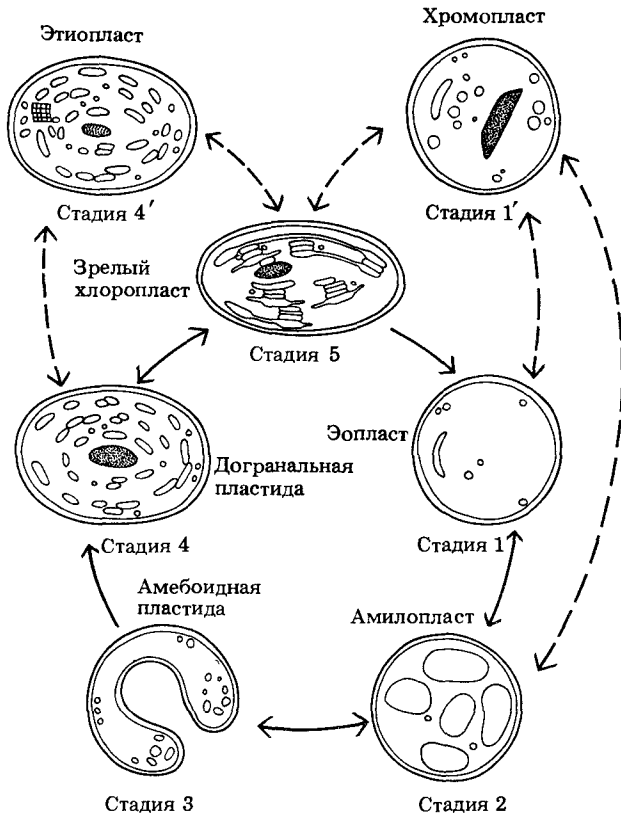


Рис. 2-12. Цикл развития пластид по J. M. Whalley. Последовательные стадии развития пластид. Стадии 1—3: эопласт (его — «ранний»), амилопласт и амебоидную пластиду можно считать незелеными пропластидными стадиями. Стадия 4: догранальная пластида может быть зеленой или незеленой. В отсутствие света догранальная стадия может быть представлена этиопластом (стадия 4'). Хромопласты (1') могут образоваться из пластид нескольких типов

при этом мембраны проламеллярных телец формируют тилакоиды. Этиопласты образуются в листьях растений, находящихся в темноте. Пропластиды зародышей семян вначале превращаются в этиопласты, из которых на свету затем развиваются хлоропласты. Для пластид характерны относительно легкие переходы от одного типа к другому.

Пластиды размножаются делением надвое, и в этом отношении они также напоминают бактерии. В меристематических клетках время деления пропластид приблизительно совпадает с временем деления клеток. Однако в зрелых клетках большая часть пластид образуется в результате деления зрелых пластид.

МИТОХОНДРИИ

Как и хлоропласты, митохондрии окружены двумя элементарными мембранами (рис. 2-14 и 2-15). Внутренняя мембрана образует множество складок и выступов, называемых *кристами*, которые значительно увеличивают внутреннюю

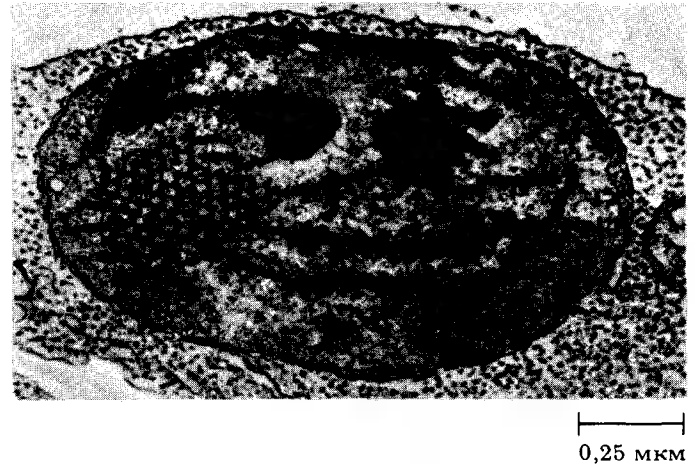


Рис. 2-13. Этиопласт с полукристаллическим проламеллярным тельцем, построенным из тубулярных мембран, в клетке листа выросшего в темноте растения. На свету мембраны проламеллярного тельца превращаются в тилакоиды

поверхность митохондрии. Митохондрии обычно мельче, чем пластиды, имеют около половины микрометра в диаметре и очень разнообразны по длине и форме. Как правило, митохондрии плохо видны под световым микроскопом, но их можно хорошо рассмотреть с помощью электронного микроскопа.

В митохондриях осуществляется процесс дыхания, в результате которого органические молекулы расщепляются с высвобождением энергии и передачей ее молекулам АТФ (аденозинтрифосфата), основного резерва энергии всех эукариотических клеток. (Процесс дыхания обсуждается ниже, в гл. 6.) Большинство растительных клеток содержит

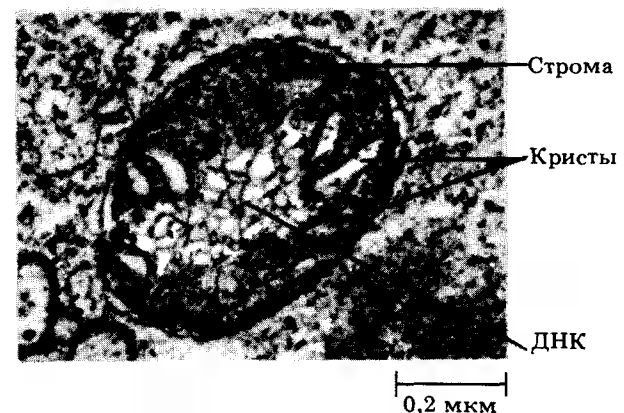


Рис. 2-14. Разрез митохондрии из клетки листа шпината (*Spinacia oleracea*). Видны тяжи ДНК. Оболочка митохондрии состоит из двух отдельных мембран. Внутренняя мембрана образует кристы, погруженные в строму. Мелкие гранулы в строме — рибосомы



Рис. 2-15. Органеллы в клетке листа табака (*Nicotiana tabacum*). Микро-
тельце с крупным кристаллическим
включением окружено одной мембраной
и тем самым отличается от двух мито-
хондрий и пластиды, окруженных двумя
мембранами. Двойную мембрану пла-
стиды видно только в нижней части
микрофотографии. Часть вакуоли
(светлый участок справа сверху) отде-
лена от остальной цитоплазмы одиноч-
ной мембраной, тонопластом

сотни и тысячи митохондрий, их число в одной клетке определяется потребностью клетки в АТФ.

С помощью прерывистой съемки можно увидеть, что митохондрии находятся в постоянном движении. Они поворачиваются, изгибаются, перемещаются из одной части клетки в другую, а кроме того, сливаются друг с другом и делятся. Митохондрии обычно собираются там, где нужна энергия.

Если плазматическая мембрана активно переносит вещества из клетки или в клетку, то митохондрии располагаются вдоль поверхности мембраны. У подвижных одноклеточных водорослей митохондрии, как правило, скапливаются у оснований жгутиков и, по-видимому, поставляют энергию, необходимую для их движения.

Митохондрии, подобно пластидам, являются полуавтономными органеллами, содержащими компоненты, необходимые для синтеза собственных белков. Внутренняя мембрана окружает жидкий матрикс, в котором находятся белки, РНК, тяжи ДНК, рибосомы, сходные с бактериальными, и различные растворенные вещества. ДНК существует в виде кольцевых молекул, располагающихся в одном или нескольких нуклеоидах (рис. 2-14).

Происхождение митохондрий и хлоропластов

На основании сходства бактерий с митохондриями и хлоропластами эукариотических клеток можно предположить, что митохондрии и хлоропласты произошли от бактерий, которые нашли «убежище» в более крупных гетеротрофных клетках — предшественниках эукариот. Бактерии, имеющие возможность использовать молекулярный кислород для окисления питательных веществ и использовать энергию света, придавали эти полезные свойства более крупным клеткам, которые с такими «помощниками» имели явное преимущество перед своими современниками и, несомненно, вскоре размножились за их счет. Все ныне живущие эукариоты, за очень малым исключением, содержат митохондрии, а все автотрофные эукариоты содержат также хлоропласты. По-видимому, они были приобретены в результате независимых случаев симбиоза (симбиозом называется тесное объединение двух или более организмов, которое может быть, но не обязательно полезно для каждого). Более крупные и более сложные клетки эукариот, по-видимому, защищали свои симбиотические органеллы от неблагоприятных внешних воздействий. В результате эукариоты смогли захватить сушу и кислые воды, в которых отсутствуют прокариотические цианобактерии (или «сине-зеленые водоросли»), но в изобилии живут эукариотические зеленые водоросли.

МИКРОТЕЛЬЦА

В отличие от пластид и митохондрий, которые ограничены двумя мембранами, *микротельца* представляют собой сферические органеллы, окруженные одной мембраной. Их диаметр колеблется от 0,5 до 1,5 мкм. Микро-*тельца* имеют гранулярное содержимое, иногда в них встречаются и кристаллические белковые включения (рис. 2-15). Микро-*тельца* обычно связаны с одним или двумя участками эндоплазматического ретикула.

Некоторые микро-*тельца*, называемые *пероксисомами*, играют важную роль в метаболизме гликолевой кислоты, имеющем непосредственное отношение к фотодыханию (см. с. 105). В зеленых листьях они обычно связаны с митохондриями и хлоропластами (рис. 2-15). Другие микро-*тельца*, называемые *глиоксисомами*, содержат ферменты, необходимые для превращения жиров в углеводы, что происходит во многих семенах во время прорастания (см. с. 92).

ВАКУОЛИ

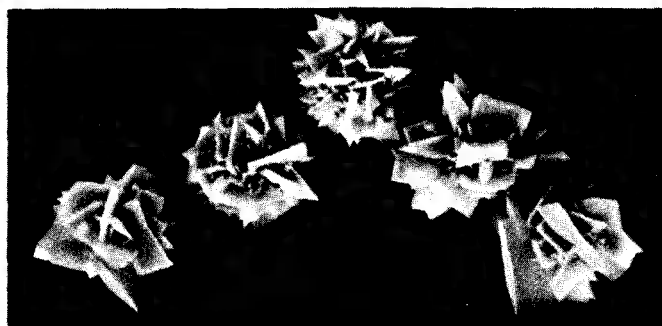
Вакуоли — это ограниченные мембраной участки клетки, заполненные жидкостью, которая называется *клеточным соком*. Они окружены тонопластом, или вакуолярной мембраной (рис. 2-6 и 2-15).

Молодая растительная клетка обычно содержит многочисленные мелкие вакуоли, которые увеличиваются в размерах и сливаются в одну вакуоль по мере старения клетки. В зрелой клетке до 90% ее объема может быть занято вакуолью, тогда как цитоплазма в виде тонкого периферического слоя прижата к клеточной оболочке (рис. 2-6). Заполняя большую часть клетки «дешевым» вакуолярным содержимым, растения экономят потребляющую азот «дорогую» цитоплазму, в то время как ее поверхность остается обширной. В основном увеличение размера клетки происходит за счет роста вакуоли. В результате этого возникает тургорное давление и поддерживается упругость ткани, в чем и заключается одна из главных функций вакуоли и тонопласта (см. гл. 4).

Основной компонент клеточного сока — вода, остальные варьируют в зависимости от типа растения и его физиологического состояния. Обычно вакуоли содержат соли и сахара, иногда — растворимые белки. Тонопласт играет важную роль в активном транспорте и накоплении в вакуоли некоторых ионов. Концентрация ионов в клеточном соке, таким образом, может быть выше, чем в окружающей цитоплазме. При высоком содержании некоторых веществ в вакуолях могут образоваться кристаллы. Особенно часто встречаются кристаллы оксалата кальция, имеющие различную форму (рис. 2-16 и 2-17). Обычно содержимое вакуолей слабоскислое, иногда — очень кислое, как в плодах лимона.

Вакуоли — места накопления различных метаболитов (продуктов метаболизма), таких, как запасные белки в семенах и яблочная кислота у САМ-растений (см. с. 106). Они удаляют из цитоплазмы и ядовитые вторичные продукты метаболизма, например алкалоид никотин (см. гл. 29).

В вакуолях часто откладываются пигменты. Голубой, фиолетовый, пурпурный, темно-красный и пунцовый цвета придают растительным клеткам пигменты из группы антоцианов (см. гл. 29). В отличие от большинства других растительных пигментов антоцианы легко растворяются в воде и



5 мкм

Рис. 2-16. Друзы кристаллов оксалата кальция в эпидермальных клетках сеянца церциса канадского (*Cercis canadensis*). Микрофотография сделана с помощью сканирующего электронного микроскопа

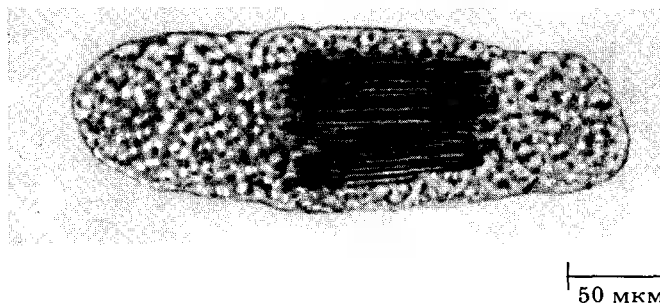


Рис. 2-17. Рафиды — игольчатые кристаллы оксалата кальция — в вакуоли клетки листа *Sansevieria*. Тонопласт на этой микрофотографии не виден. Гранулярная субстанция, окружающая кристаллы, — цитоплазма

содержатся в клеточном соке. Они определяют красную и голубую окраску многих овощей (редис, турнепс, капуста), фруктов (виноград, сливы, вишни) и множества цветов (вазильки, герани, дельфиниумы, розы и пионы). Иногда эти пигменты маскируют в листьях хлорофилл, как, например, у декоративного красного клена. Антоцианы окрашивают осенние листья в ярко-красный цвет. Они образуются в холодную солнечную погоду, когда в листьях прекращается синтез хлорофилла. По мере разрушения имеющегося хлорофилла проявляются антоцианы. В листьях, где эти пигменты не образуются, после разрушения хлорофилла становятся заметными желто-оранжевые каротиноиды хлоропластов. Наиболее ярко окрашены листья холодной ясной осенью.

Вакуоли участвуют и в разрушении макромолекул, и в круговороте их компонентов в клетке. Отдельные органеллы, такие, как рибосомы, митохондрии и пластиды, могут попадать в вакуоли и там разрушаться. По этой переваривающей активности вакуоли сравнимы с *лизосомами* — органеллами, которые встречаются в клетках животных.

Давно высказано предположение, что вакуоли образуются из эндоплазматического ретикулума. Когда стало ясно, что вакуоли аналогичны лизосомам, были предприняты попытки определить, не образуются ли вакуоли, по крайней мере у некоторых растений, так же, как лизосомы. В клетках животных формирование лизосом связано со специализированным участком цитоплазмы, который был назван ГЭРЛ, т. е. связанный с аппаратом Гольджи и эндоплазматическим ретикулумом лизосомальный комплекс. ГЭРЛы были найдены в клетках кончика корня редиса и молочая и в семядолях зародыша маша (*Phaseolus aureus*). На рис. 2-18 показаны стадии образования вакуолей, связанные с ГЭРЛ. Аппарат Гольджи рассматривается ниже.

РИБОСОМЫ

Рибосомы — маленькие частицы всего около 17 — 23 нм в диаметре, состоящие примерно из равных количеств белка и РНК. В рибосомах аминокислоты соединяются с образованием белков; они наиболее многочисленны в цитоплазме клеток с активным метаболизмом. Рибосомы располагаются в цитоплазме клетки свободно или же прикрепляются к эндоплазматическому ретикулуму. Обнаруживают их и в ядре.

Рис. 2-18. Стадии образования вакуолей по F. Marty. Трубоччатые провакуоли, которые возникают из комплекса ГЭРЛ, вначале выглядят как грушевидные пузырьки, затем разрастаются и разветвляются по всей клетке (I). Провакуоли отгораживают участки цитоплазмы, как прутья клетку (II).

сливаются и полностью изолируют захваченную цитоплазму (III). Внутренняя мембрана «клетки» и захваченная цитоплазма перевариваются лизосомальными ферментами (IV). До этого момента пищеварительные ферменты содержались в сливающихся между собой трубочках. Наружная мембрана

«клетки» остается интактной, и пищеварительная активность сохраняется внутри развивающейся вакуоли. Образовавшиеся многочисленные мелкие вакуоли сливаются (IV), и в конце концов возникает одна или несколько более крупных вакуолей, характерных для зрелой растительной клетки (V)

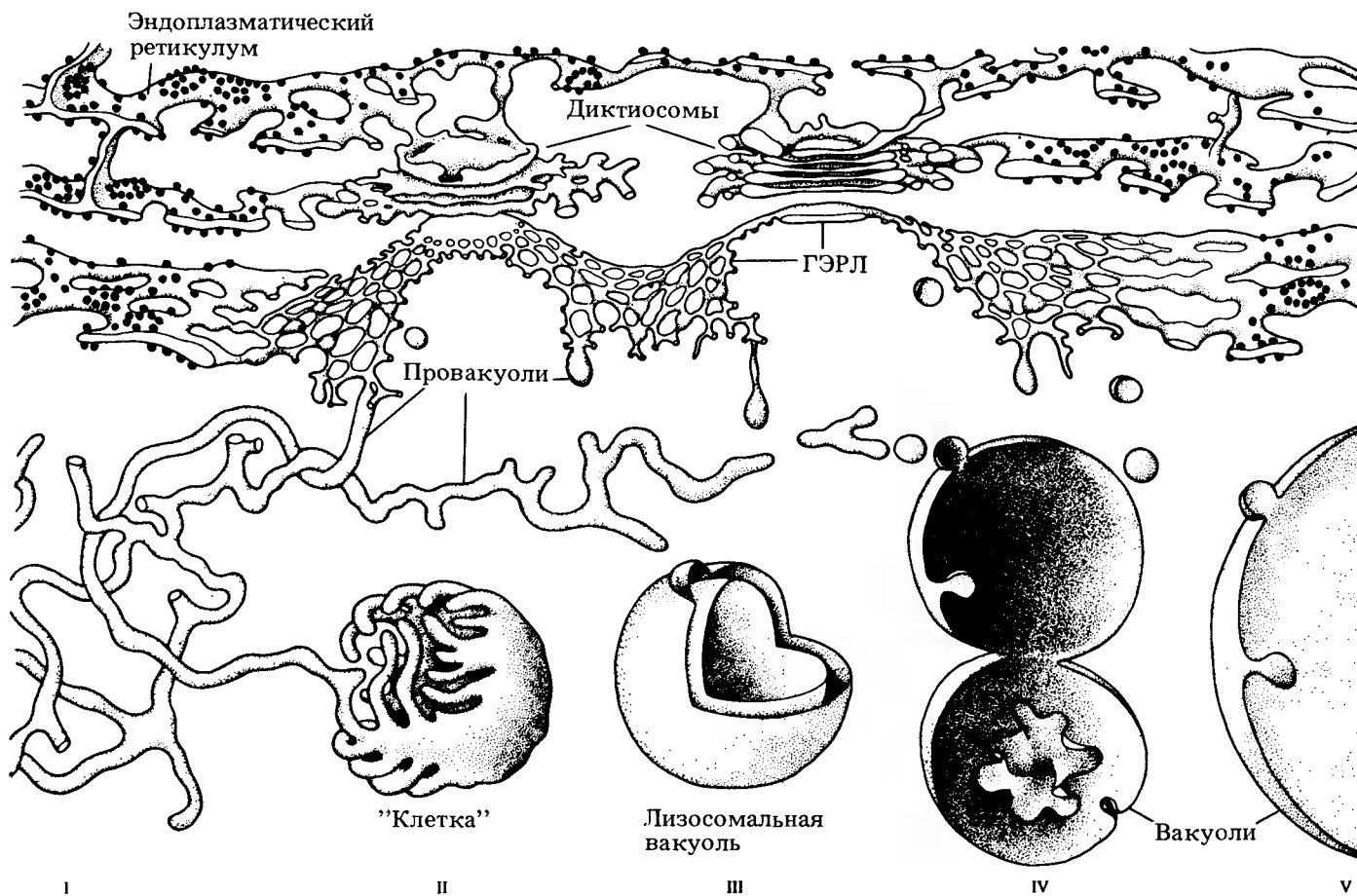
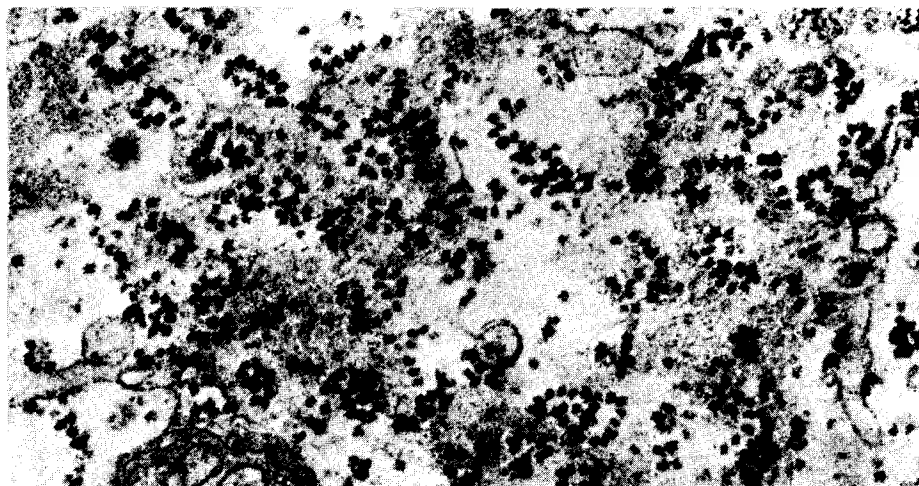


Рис. 2-19. Группы рибосом (полисомы) на поверхности эндоплазматического ретикулума. Эндоплазматический ретикулум — это сеть мембран, пронизывающих цитоплазму эукариотической клетки и делящих ее на отдельные компартменты. На поверхности эндоплазматического ретикулума могут протекать различные химические реакции. Рибосомы — структуры, в которых аминокислоты объединяются в белки. На данной электронной микрофотографии показан участок паренхимной клетки листа папоротника *Regnellidium diphyllum*



0,15 мкм

Как указывалось выше, пластиды и митохондрии содержат рибосомы, подобные таковым у прокариот.

Рибосомы, активно участвующие в синтезе белка, образуют комплексы, называемые полирибосомами, или *полисомами* (рис. 2-19). Клетки, синтезирующие белки в больших количествах, имеют обширную систему полисом. Полисомы часто прикреплены к наружной поверхности оболочки ядра (рис. 2-5,Б).

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ

Эндоплазматический ретикулум — это сложная трехмерная мембранная система неопределенной протяженности. В разрезе эндоплазматический ретикулум выглядит как две элементарные мембраны с узким прозрачным пространством между ними (рис. 2-5,В и 2-20). Форма и протяженность эндоплазматического ретикулума зависят от типа клетки, ее метаболической активности и стадии дифференцировки. Например, в клетках, секретирующих или запасавших белки, эндоплазматический ретикулум имеет форму плоских мешочков, или *цистерн*, с многочисленными рибосомами, связанными с его внешней поверхностью. Эндоплазматический ретикулум, несущий рибосомы, называют *шероховатым эндоплазматическим ретикуломом* (рис. 2-5,В, 2-19 и 2-20). Полисомы и шероховатый эндоплазматический ретикулум — основные места синтеза белка. Напротив, клетки, которые секретируют липиды, имеют обширную систему трубочек, на которых нет рибосом. Эндоплазматический ретикулум, не имеющий рибосом, называют *гладким эндоплазматическим ретикуломом*. Гладкий эндоплазматический ретикулум обычно имеет трубчатую форму. Шероховатый и гладкий эндоплазматические ретикулы могут присутствовать в одной и той же клетке. Как правило, между ними имеются многочисленные связи.

По-видимому, эндоплазматический ретикулум функционирует как коммуникационная система клетки. На некоторых электронных микрофотографиях можно видеть, что он связан с внешней оболочкой ядра. Фактически эти две структуры образуют единую мембранную систему. Когда ядерная оболочка во время деления клетки разрывается, ее обрывки напоминают фрагменты эндоплазматического ретикулума. Легко представить себе эндоплазматический ретикулум как систему транспортировки веществ, например белков и липи-

дов, в разные части клетки. Кроме того, эндоплазматические ретикулы соседних клеток соединяются через цитоплазматические тяжи — *плазмодесмы*, — которые проходят сквозь клеточные оболочки (см. с.39).

Эндоплазматический ретикулум — основное место синтеза клеточных мембран. По-видимому, в некоторых растительных клетках здесь образуются мембраны вакуолей и микротелец, а также цистерны диктиосом.

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ

Термин *аппарат Гольджи* используется для обозначения всех *диктиосом*, или *телец Гольджи*, в клетке. Диктиосомы — это группы плоских, дисковидных пузырьков, или цистерн, которые по краям разветвляются в сложную систему трубочек (рис. 2-21). Диктиосомы в клетках высших растений обычно состоят из четырех — восьми цистерн, собранных вместе.

Обычно в пачке цистерн различают формирующуюся и созревающую стороны. Мембраны формирующихся цистерн по структуре напоминают мембраны эндоплазматического ретикулума, а мембраны созревающих цистерн — плазматическую мембрану (рис. 2-22).

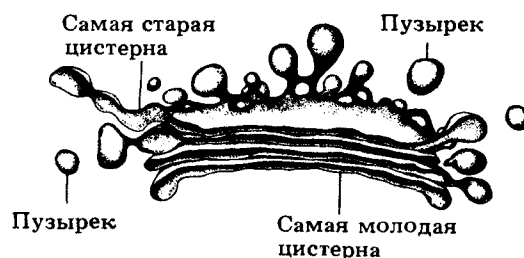
Диктиосомы участвуют в секреции, а у большинства высших растений — в образовании клеточных оболочек. Полисахариды клеточной оболочки, синтезируемые диктиосомами, накапливаются в пузырьках, которые затем отделяются от созревающих цистерн. Эти секреторные пузырьки мигрируют и сливаются с плазматической мембраной (рис. 2-22); при этом содержащиеся в них полисахариды встраиваются в клеточную оболочку. Продукты, накапливающиеся в диктиосомах, не всегда синтезируются ими. Некоторые вещества образуются в других структурах, например в эндоплазматическом ретикуле, а затем транспортируются в диктиосомы, где видоизменяются перед секрецией. Хороший пример подобных веществ — гликопротеины (углеводно-белковые соединения), важный строительный материал клеточной оболочки. Белковая часть синтезируется полисомами шероховатого эндоплазматического ретикулума, углеводная — в диктиосомах, где обе части объединяются, образуя гликопротеины.



Рис. 2-20. Параллельные тяжи шероховатого эндоплазматического ретикулума (эндоплазматического ретикулума, усеянного рибосомами) видны на срезе клетки листа напоротника *Vittaria guineensis*. Относительно светлые участки — вакуоли

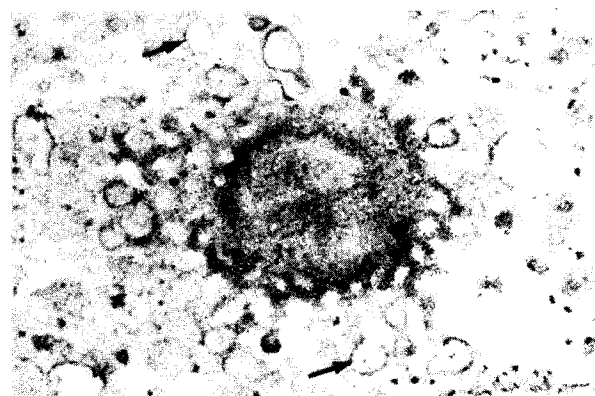
Рис. 2-21. Диктиосома состоит из группы плоских мембранных мешочков, связанных с пузырьками, которые, по-видимому, отпочковываются от мешочков. Диктиосома служит «центром упаковки» эукариотической клетки и играет ключевую роль в процессах

секреции. А. Цистерны диктиосомы паренхимной клетки стебля хвоща *Equisetum hyemale*, видимые на срезе. Б. Одиночная цистерна, вид с поверхности. Стрелки указывают на многочисленные секреторные пузырьки вдоль краев цистерн



А

0,15 мкм



Б

0,25 мкм

Эндомембранная концепция

Мембраны — динамические, подвижные структуры, которые постоянно изменяют свою форму и площадь. На подвижности клеточных мембран основана концепция *эндомембранной системы*. Согласно этой концепции, внутренние мембраны цитоплазмы (за исключением мембран митохондрий и пластид) представляют собой единое целое и берут начало от эндоплазматического ретикулаума. Новые цистерны диктиосом образуются из эндоплазматического ретикулаума через стадию промежуточных пузырьков, а

секреторные пузырьки, отделяющиеся от диктиосом, в конечном итоге способствуют формированию плазматической мембраны (рис. 2-22). Таким образом, эндоплазматический ретикулум и диктиосомы образуют функциональное целое, в котором диктиосомы играют роль промежуточных структур в процессе преобразования мембран, подобных эндоплазматическому ретикулуму, в мембраны, подобные плазматической.

Важно отметить, что даже в тканях, клетки которых слабо растут и делятся, постоянно происходит обновление мембранных компонентов.

Рис. 2-22. Схематическая иллюстрация эндомембранной концепции. Новые мембраны синтезируются на шероховатом эндоплазматическом ретикулуме. Мелкие пузырьки отпочковываются от гладкой поверхности эндоплазматического ретикулума и переносят содержащиеся в них вещества и мембраны к формирующейся стороне диктиосомы. Секреторные пузырьки, отпочковывающиеся от цистерн созревающей стороны диктиосомы, мигрируют затем к плазматической мембране и сливаются с ней, добавляя новую порцию мембран и строительных материалов

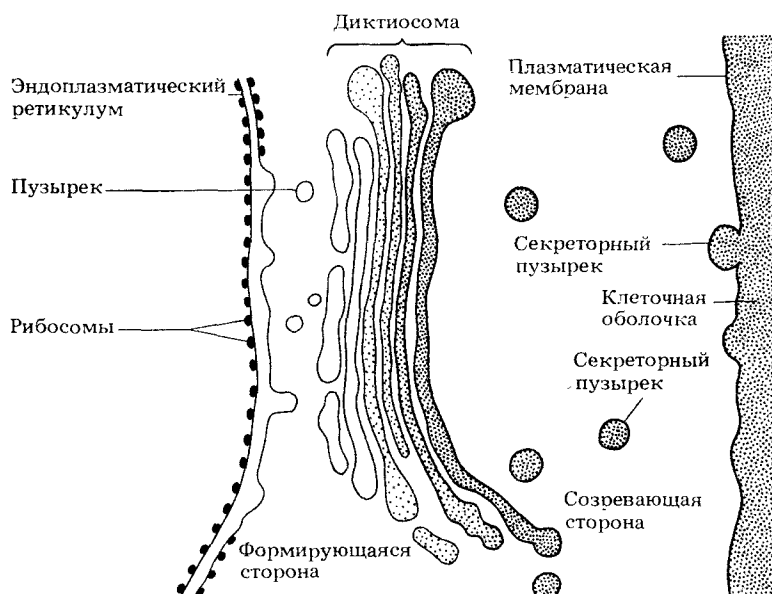


Рис. 2-23. Микротрубочки (отмечены стрелками), видимые на продольном (А) и поперечном (Б) срезах клеток листа папоротника *Botrychium virginia*



А

0,5 мкм



Б

0,25 мкм

МИКРОТРУБОЧКИ

Микротрубочки, обнаруженные практически во всех эукариотических клетках, — это тонкие цилиндрические структуры диаметром около 24 нм. Длина их варьирует. Каждая микротрубочка состоит из субъединиц белка, называемого *тубулином*. Субъединицы образуют 13 продольных нитей, окружающих центральную полость. Микротрубочки представляют собой динамические структуры, они регулярно разрушаются и образуются вновь на определенных стадиях клеточного цикла (см. рис. 2-15). Их сборка происходит в особых местах, которые называются центрами организации микротрубочек и в растительных клетках имеют слабо выраженную аморфную структуру.

У микротрубочек много функций. В растягивающихся и дифференцирующихся клетках микротрубочки, расположенные около внутренней поверхности плазматической мембраны, по-видимому, участвуют в образовании клеточной оболочки, контролируя упаковку целлюлозных микрофибрилл, которые откладываются цитоплазмой на растущую клеточную оболочку (рис. 2-23). Направление растяжения клетки определяется в свою очередь ориентацией целлюлозных микрофибрилл в клеточной оболочке. Микротрубочки направляют пузырьки диктиосом к формирующейся оболочке, подобно нитям веретена, которые образуются в деля-

щейся клетке, и, по-видимому, играют роль в формировании клеточной пластинки (первоначальной границы между дочерними клетками). Кроме того, микротрубочки — важный компонент жгутиков и ресничек, в движении которых, по-видимому, играют немаловажную роль.

МИКРОФИЛАМЕНТЫ

Микрофиламенты, подобно микротрубочкам, найдены практически во всех эукариотических клетках. Они представляют собой длинные нити толщиной 5—7 нм, состоящие из сократительного белка актина. Пучки микрофиламентов встречаются во многих клетках высших растений (рис. 2-24) и, по-видимому, играют определяющую роль в токах цитоплазмы. Микрофиламенты вместе с микротрубочками образуют гибкую сеть, называемую *цитоскелетом*.

ОСНОВНОЕ ВЕЩЕСТВО

Еще недавно основное вещество клетки считали гомогенным богатым белком раствором с малым количеством структур или вообще беструктурным. Однако последние исследования клеток животных показывают, что основное вещество обладает сложной структурой. Под высоковольтным электронным микроскопом можно увидеть, что основное вещество

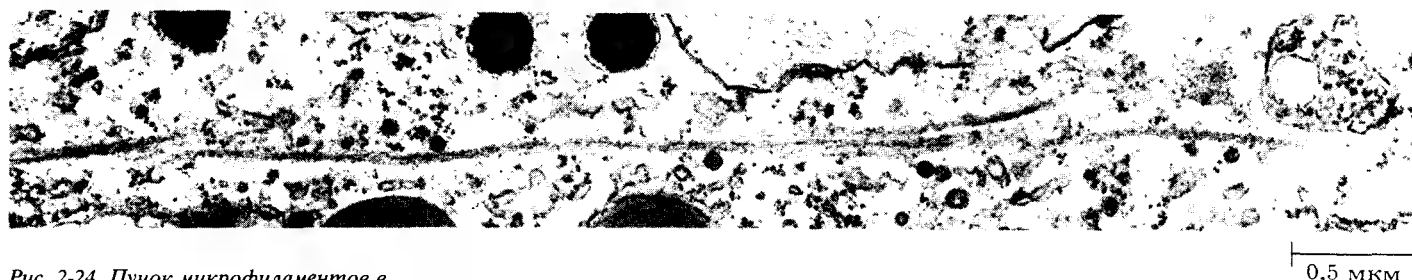


Рис. 2-24. Пучок микрофиламентов в клетке листа папоротника олений рог (*Platyserium bifurcatum*)

0,5 мкм

представляет собой трехмерную решетку, построенную из тонких (диаметром 3—6 нм) тяжей, заполняющих всю клетку. Другие компоненты цитоплазмы, в том числе микротрубочки и микрофиламенты, подвешены к этой *микротрабекулярной решетке*.

Микротрабекулярная решетка делит клетку на две фазы: богатую белком (тяжи решетки) и богатую водой, заполняющую пространство между тяжами. Вместе с водой решетка имеет консистенцию геля — это настоящий живой гель.

Считается, что к микротрабекулярной решетке прикреплены органеллы, она осуществляет связь между отдельными частями клетки и направляет внутриклеточный транспорт. Есть данные, что и клетки растений имеют микротрабекулярную решетку.

ЛИПИДНЫЕ КАПЛИ

Липидные капли — структуры сферической формы, придающие гранулярность цитоплазме растительной клетки под световым микроскопом. На электронных микрофотографиях липидные капли выглядят аморфными (рис. 2-25).



Рис. 2-25. Компоненты цитоплазмы в паренхимной клетке утолщенного стебля, или клубнелуковицы, полудионика (*Isoetes macrospora*). По сторонам и ниже митохондрии, расположенной почти в центре электронной микрофотографии, можно видеть две липидные капли. Над митохондрией, несколько в стороне, находится цистерна эндоплазматического ретикулума, которая кажется раздувшейся. Некоторые вакуоли, возможно, произошли таким путем от эндоплазматического ретикулума. Часть вакуоли видна сверху микрофотографии. Плотный материал в вакуоли — таннин

Похожие, но обычно более мелкие капли встречаются в пластидах (рис. 2-7, А).

Липидные капли первоначально принимали за органеллы и называли сферосомами. Считалось, что они окружены двуслойной или однослойной мембраной. Однако последние данные показывают, что у липидных капель нет мембраны, но они могут быть покрыты белком.

ЭРГАСТИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА

Эргастические вещества — это «пассивные» продукты протопласта: запасные вещества или отходы. Они могут появляться и исчезать в разные периоды клеточного цикла. Мы уже говорили о некоторых эргастических веществах: зернах крахмала, кристаллах, антоциановых пигментах и липидных каплях. Другими примерами подобных веществ могут служить смолы, камеди, таннины и белковые тела. Эргастические вещества входят в состав клеточной оболочки, основного вещества цитоплазмы и органелл, в том числе вакуолей.

ЖГУТИКИ И РЕСНИЧКИ

Жгутики и реснички — это похожие на волосы структуры, которые отходят от поверхности многих эукариотических клеток. Они относительно тонки и имеют постоянный диаметр (около 0,2 мкм), но их длина колеблется от 2 до 150



Рис. 2-26. Два типа жгутиков — перистый и гладкий — обнаружены у одной клетки колониального организма *Siphonopsis petersenii* (золотистой водоросли). Перистый жгутик (слева) более длинный, чем гладкий (справа)

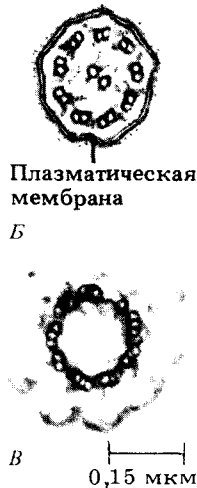
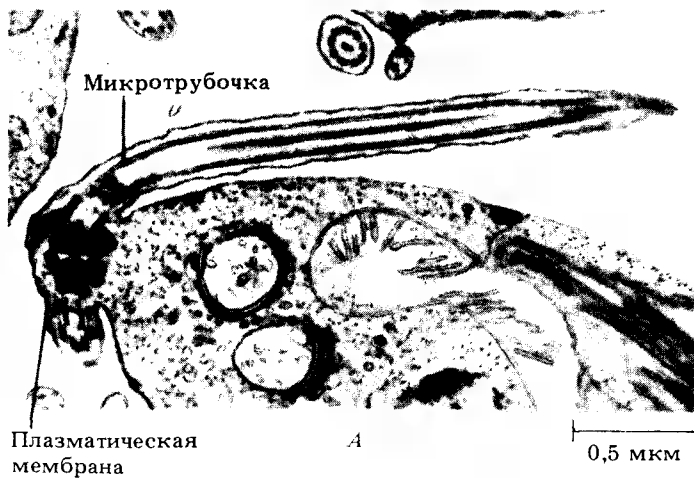


Рис. 2-27. А. Продольный срез жгутика гаметы зеленой водоросли *Ulvaria*. Обратите внимание на то, что мембрана, окружающая собственно жгутик, представляет собой единое целое с плазматической мембраной. Б. Поперечный срез через жгутик *Ulvaria*. Видна типичная структура 9+2. В. Поперечный срез через базальное тельце жгутика *Ulvaria*. Обратите внимание на то, что базальное тельце имеет кольцо из 9 триплетов микротрубочек и не имеет центральных микротрубочек

мкм. Условно более длинные и немногочисленные из них называют жгутиками, а более короткие и многочисленные — ресничками. Четких различий между этими двумя типами структур тем не менее не существует, и мы будем использовать термин *жгутик* для обозначения обоих.

У некоторых водорослей и грибов жгутики являются локомоторными органами, с помощью которых организмы передвигаются в воде. У растений (например, мхов, печеночников, папоротников и некоторых голосеменных) только половые клетки (гаметы) имеют жгутики. Некоторые жгутики (перистые) несут один или два ряда мелких боковых отростков, другие (гладкие) лишены подобных образований (рис. 2-26).

Внутреннее строение жгутиков удалось установить только с помощью электронного микроскопа. Каждый жгутик имеет определенную организацию (рис. 2-27). Наружное кольцо из девяти пар микротрубочек окружает две дополнительные микротрубочки, расположенные в центре жгутика. Содержащие ферменты «ручки» отходят от одной микротрубочки каждой из наружных пар. Эта основная схема организации 9+2 обнаружена во всех жгутиках эукариотических организмов.

Движение жгутиков и ресничек осуществляется автономно; жгутики и реснички способны двигаться и после отделения от клеток. Некоторые исследователи считают, что движение жгутиков основано на скольжении микротрубочек, при этом наружные пары микротрубочек движутся одна вдоль другой без сокращения. Скольжение пар микротрубочек относительно друг друга вызывает локальное изгибание жгутика. По-видимому, скольжение происходит в результате контакта «ручек» одной пары микротрубочек с микротрубочками соседней пары.

Жгутики «вырастают» из цитоплазматических цилиндрических структур, называемых *базальными тельцами*, образующими и базальную часть жгутика (рис. 2-27). Базальные тельца имеют внутреннее строение, напоминающее строение жгутика, за исключением того, что наружные трубочки в базальном тельце собраны в тройки, а не в пары и две центральные трубочки отсутствуют.

КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА

Наличие клеточной оболочки более чем все другие признаки отличает растительные клетки от животных. Клеточная

оболочка ограничивает размер протопласта и предотвращает его разрыв за счет поглощения воды вакуолью.

Клеточную оболочку не так давно считали внешним, неактивным продуктом протопласта. Теперь установлено, что она имеет специфические функции, которые весьма важны не только для клетки и ткани, в которой она находится, но и для всего растения. Клеточные оболочки играют существенную роль в поглощении, транспорте и выделении веществ, а кроме того, в них может быть сосредоточена лизосомальная, или переваривающая, активность.

Компоненты клеточной оболочки

Наиболее типичным компонентом клеточной оболочки является *целлюлоза*, которая в значительной степени определяет ее архитектуру. Молекулы целлюлозы состоят из повторяющихся молекул глюкозы, соединенных концом к концу (см. гл. 3). Длинные тонкие молекулы целлюлозы объединены в *микрофибриллы* толщиной примерно от 10 до 25 нм (рис. 2-28). Целлюлоза обладает кристаллическими свойствами (рис. 2-29) благодаря упорядоченному расположению молекул в отдельных участках микрофибрилл — *мицеллах* (рис. 2-30). Микрофибриллы перевиваются и образуют тонкие нити, которые в свою очередь могут обматываться одна вокруг другой, как пряжи в канате. Каждый такой «канат», или *макрофибрилла*, имеет толщину около 0,5 мкм и может достигать в длину 4 мкм. Макрофибриллы так же прочны, как равная по толщине стальная проволока.

Целлюлозный каркас клеточной оболочки заполнен переплетающимися с ним нецеллюлозными молекулами *матрикса*. В его состав входят полисахариды, называемые *гемицеллюлозами*, и *пектиновые вещества*, или *пектины*, химически очень близкие к гемицеллюлозам (рис. 2-31).

Другой компонент оболочки — *лигнин* — является самым распространенным после целлюлозы полимером растительных клеток. Лигнин увеличивает жесткость оболочки и обычно содержится в клетках, выполняющих опорную, или механическую, функцию.

Кутин, *суберин* и *воска* — жировые вещества, которые обычно откладываются в оболочках защитных тканей растения. Кутин, например, содержится в клеточных оболочках эпидермы, а суберин — вторичной защитной ткани, пробки. Оба вещества встречаются в комбинации с восками и предотвращают чрезмерную потерю воды растением (см. с. 55).

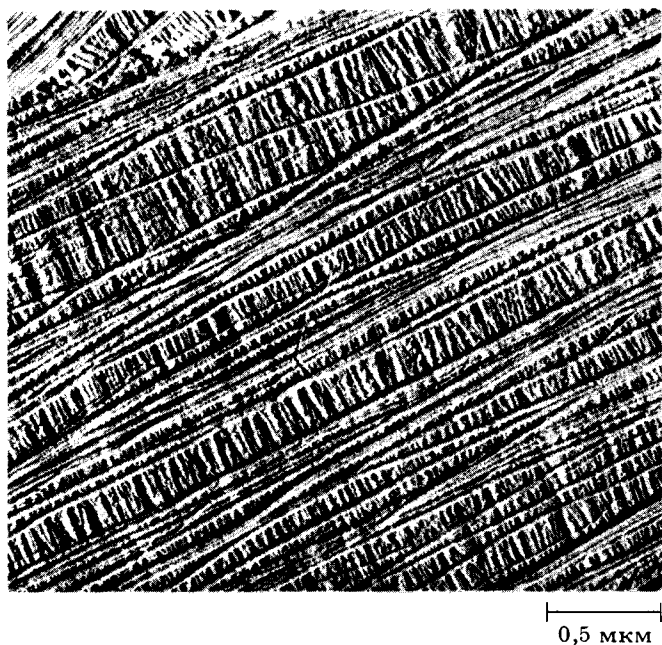


Рис. 2-28. Поверхность оболочки клетки водоросли *Chaetomorpha*. Видны целлюлозные микрофибриллы, каждая из которых состоит из сотен молекул целлюлозы



Рис. 2-29. Каменные клетки (склериды) из мякоти плода груши (*Pyrus communis*), видимые в поляризованном свете. Скопления этих клеток обуславливают зернистую текстуру плода. Каменные клетки имеют очень толстые вторичные оболочки, пересеченные многочисленными простыми порами (они видны как линии на оболочках). В поляризованном свете оболочки выглядят светлыми из-за кристаллических свойств их основного компонента — целлюлозы

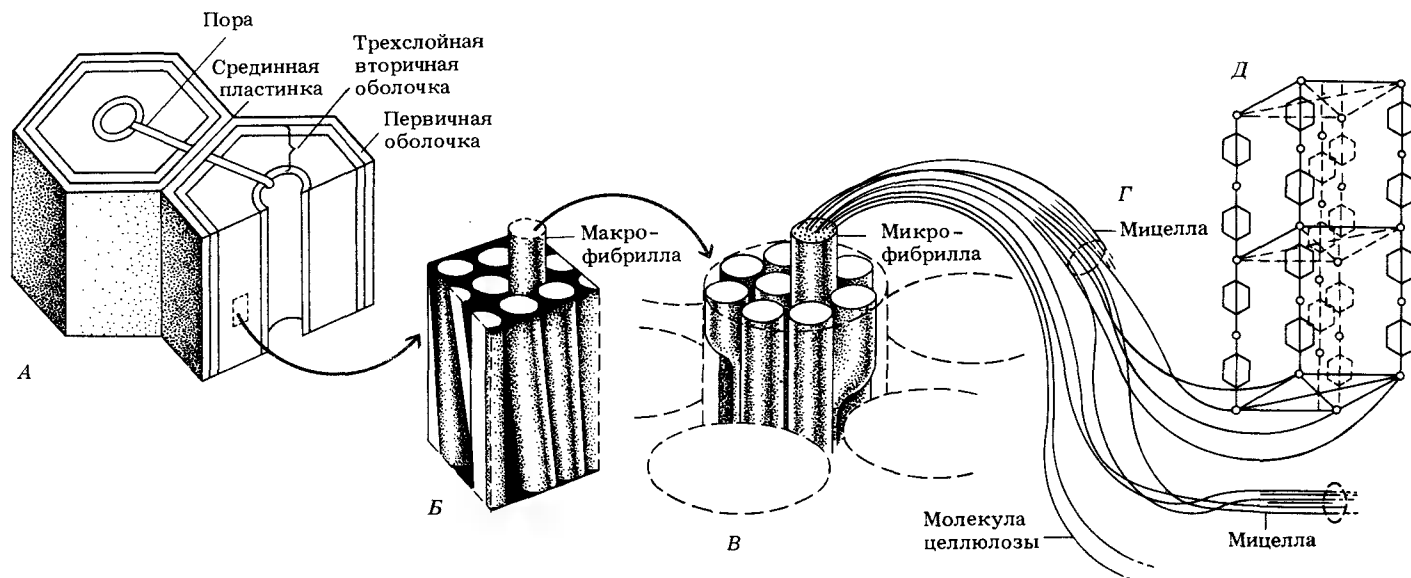


Рис. 2-30. Детальная структура клеточной оболочки. А. Участок оболочки, на котором показаны срединная пластинка, первичная оболочка и три слоя вторичной оболочки. Целлюлоза, основной компонент клеточной оболочки, представлена системой фибрилл

разного размера. Б. Самые крупные фибриллы, макрофибриллы, можно увидеть под световым микроскопом. В. С помощью электронного микроскопа можно различить, что макрофибриллы состоят из микрофибрилл толщиной около 100 Å. Г. Участки микрофибрилл,

мицеллы, имеют упорядоченное строение и придают оболочке кристаллические свойства. Д. Фрагмент мицеллы. Показаны участки похожих на цепочки молекул целлюлозы, образующих решетку

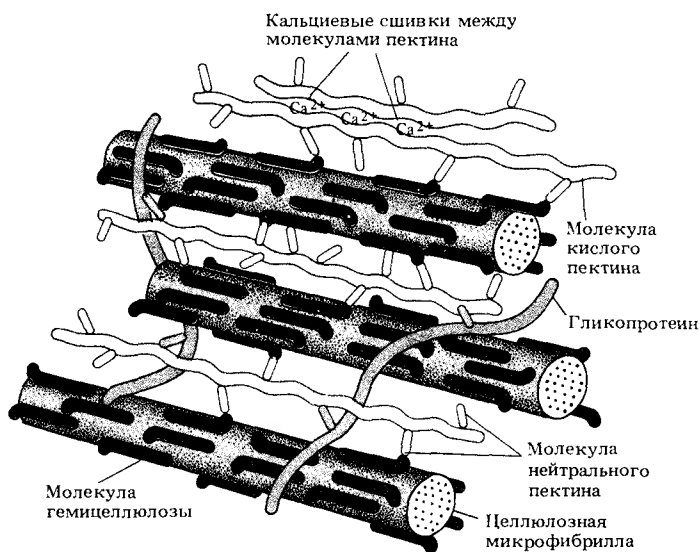


Рис. 2-31. Схема возможного соединения микрофибрилл и компонентов матрикса (пектины, гемицеллюлозы и гликопротеины) в первичной клеточной оболочке. Молекулы гемицеллюлозы прикреплены к поверхности целлюлозных микрофибрилл водородными связями. Некоторые молекулы гемицеллюлозы связаны с молекулами кислого пектина через молекулы нейтрального пектина. Гликопротеины, вероятно, присоединены к молекулам пектина

Слой клеточной оболочки

Толщина оболочки растительных клеток варьирует в широких пределах в зависимости от роли клеток в структуре растения и возраста индивидуальной клетки. Исследования, проведенные с помощью электронного микроскопа, поляризованного света и рентгеновских лучей, показали наличие двух слоев в оболочке растительных клеток: *срединной пла-*

стинки (называемой также межклеточным веществом) и *первичной клеточной оболочки*. Кроме того, многие клетки откладывают еще один слой — *вторичную клеточную оболочку*. Срединная пластинка располагается между первичными оболочками соседних клеток. Вторичная оболочка, если она есть, откладывается протопластом клетки на внутреннюю поверхность первичной клеточной оболочки (рис. 2-32).

Срединная пластинка

Срединная пластинка состоит в основном из пектиновых веществ. Как правило, трудно различить срединную пластинку и первичную оболочку, особенно в клетках с хорошо развитой, толстой вторичной оболочкой. Когда клеточная оболочка лигнифицируется, этот процесс начинается в срединной пластинке, затем распространяется на первичную и, наконец, на вторичную оболочки.

Первичная клеточная оболочка

Слой целлюлозной оболочки, который откладывается до начала или во время роста клетки, называется первичной клеточной оболочкой. Помимо целлюлозы, гемицеллюлозы и пектина первичные оболочки содержат гликопротеин (рис. 2-31). Первичные оболочки могут и лигнифицироваться. Пектиновый компонент придает пластичность, которая позволяет первичной оболочке растягиваться по мере удлинения корня, стебля или листа.

Активно делящиеся клетки (как и большинство зрелых клеток, вовлеченных в процессы фотосинтеза, дыхания и секреции) имеют только первичные оболочки. Такие клетки — т. е. клетки с первичной оболочкой и живым протопластом — способны утрачивать характерную форму, делиться и дифференцироваться в новый тип клеток. По этой причине именно они участвуют в заживлении ран и регенерации у растений.

Первичные клеточные оболочки не одинаковы по толщине на всем своем протяжении, а имеют тонкие участки, которые называются *первичными порвыми полями* (рис. 2-

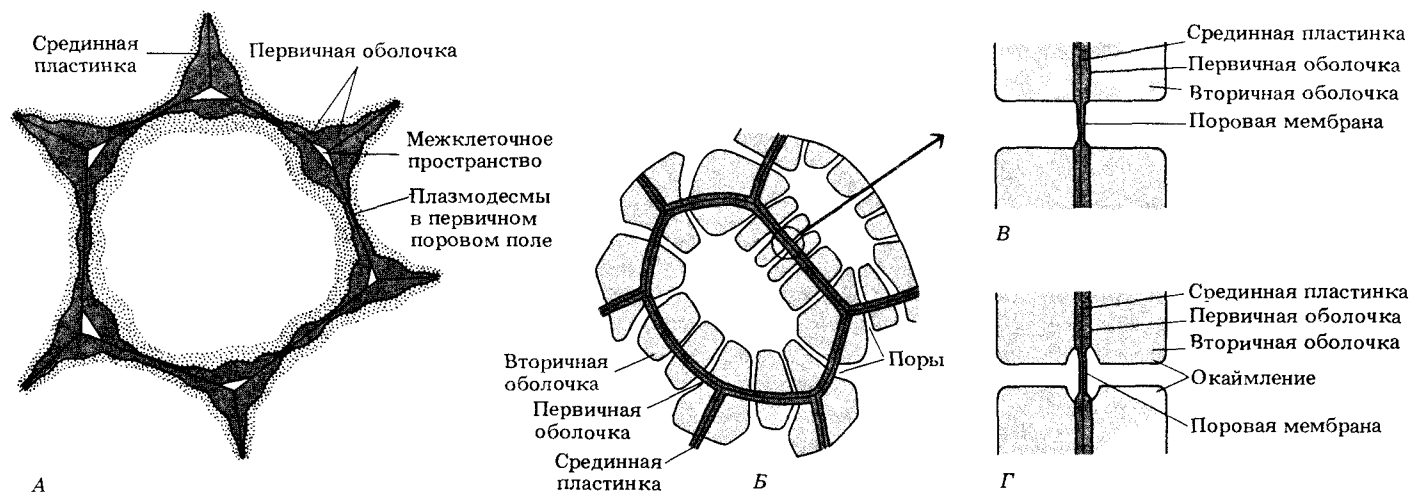


Рис. 2-32. Первичные порвые поля, поры и плазмодесмы. А. Паренхимная клетка с первичной оболочкой и первичными порвыми полями — тонкими

участками оболочки. Видно, что плазмодесмы обычно пронизывают оболочку в первичных порвых полях. Б. Клетки со вторичными оболочками и

многочисленными простыми порами. В. Пара простых пор. Г. Пара окаймленных пор

32). Тяжи цитоплазмы, или плазмодесмы, соединяющие протопласты соседних клеток, обычно проходят через первичные поровые поля.

Вторичная клеточная оболочка

Хотя многие растительные клетки имеют только первичную оболочку, у некоторых протопласт откладывает к центру клетки вторичную оболочку. Обычно это происходит после того, как клетка прекращает расти и площадь первичной оболочки более не увеличивается. Отчасти по этой причине вторичная оболочка по структуре отличается от первичной. Вторичные оболочки особенно нужны специализированным клеткам, укрепляющим растение и проводящим воду. Протопласт этих клеток, как правило, отмирает после отложения вторичной оболочки. Во вторичных оболочках больше целлюлозы, чем в первичных, а пектиновые вещества и гликопротеины в них отсутствуют. Вторичная оболочка поэтому жестка и нелегко растягивается, ее матрикс состоит из гемицеллюлозы.

Как правило, во вторичной оболочке можно выделить три слоя — наружный, средний и внутренний, которые обозначаются соответственно S_1 , S_2 и S_3 (рис. 2-33). Эти слои отличаются друг от друга по ориентации целлюлозных микрофибрилл. Такие слоистые оболочки характерны, например, для клеток вторичной ксилемы, или древесины. Слоистая структура вторичных оболочек, — подобная той, что видна в фанере, — значительно увеличивает их прочность. Микрофибриллы целлюлозы во вторичной оболочке откладываются плотнее, чем в первичной. Лигнин — обычный компонент вторичных оболочек клеток древесины.

Вторичная оболочка не откладывается на первичных поровых полях. Соответственно во вторичной оболочке образуются характерные углубления, или *поры* (рис. 2-32). В некоторых случаях поры образуются в местах, где нет первичных поровых полей.

Поры в оболочках контактирующих клеток расположены напротив друг друга. Срединная пластинка и две первичные оболочки между двумя порами называются *поровой мембраной*. Две лежащие друг против друга поры и поровая мембрана образуют *пару пор*. В клетках, имеющих вторичные оболочки, существуют два основных типа пор: *простые*

и *окаймленные*. В окаймленных порах вторичная оболочка нависает над *полостью поры*. В простых порах этого нет.

Рост клеточной оболочки

По мере роста клетки увеличиваются и толщина, и площадь клеточной оболочки. Растяжение оболочки — это сложный процесс, находящийся под строгим биохимическим контролем протопласта; он регулируется гормоном ауксином (см. гл. 24) и требует усиления синтеза белка, дыхания и поглощения воды клеткой. Большая часть новых микрофибрилл располагается поверх образовавшихся ранее (слой на слой), однако некоторые могут включаться и в уже существующую структуру.

В клетках, растущих во всех направлениях более или менее равномерно, отложение микрофибрилл носит случайный характер, и они образуют неправильную сеть. Такие клетки обнаружены в сердцевине стебля, запасаящих тканях и при культивировании растительных клеток *in vitro*. Напротив, в удлиняющихся клетках микрофибриллы боковых оболочек откладываются под прямым углом к оси удлинения. По мере увеличения поверхности оболочки ориентация микрофибрилл наружного слоя становится почти продольной, или параллельной длинной оси клетки.

Вещества матрикса — пектины и гемицеллюлозы — так же, как и гликопротеины, переносятся к оболочке в пузырьках диктиосом. При этом пектины более характерны для растущих клеток, а гемицеллюлозы преобладают в клетках, прекративших рост.

Синтез целлюлозы изучен слабо, однако сейчас совершенно ясно, что, во-первых, целлюлозные микрофибриллы синтезируются на поверхности клетки с помощью ферментного комплекса, связанного с плазматической мембраной, и, во-вторых, ориентация микрофибрилл контролируется микротрубочками, расположенными у внутренней поверхности плазматической мембраны.

ПЛАЗМОДЕСМЫ

Протопласты соседних клеток связаны между собой тонкими нитями цитоплазмы, называемыми *плазмодесмами*. Хотя такие структуры уже давно наблюдали под световым микроскопом (рис. 2-34), более подробно их изучили только с помощью электронного микроскопа (рис. 2-35).

Плазмодесмы либо проходят сквозь клеточную оболочку в любом месте, либо сосредоточены на первичных поровых полях или в мембранах между парами пор. Под электронным микроскопом плазмодесмы выглядят как узкие каналы (диаметром примерно от 30 до 60 нм), выстланные плазматической мембраной. По оси канала из одной клетки в другую тянется цилиндрическая трубочка меньшего размера — *десмотрубочка*, которая сообщается с эндоплазматическим ретикулом обеих смежных клеток. Многие плазмодесмы формируются во время клеточного деления, когда трубчатый эндоплазматический ретикулум захватывается развивающейся клеточной пластинкой (см. рис. 2-44). Плазмодесмы могут образоваться и в оболочках неделящихся клеток. Считается, что эти структуры обеспечивают эффективный перенос некоторых веществ от клетки к клетке (см. с. 70).

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

Одноклеточные организмы растут, поглощая вещества из окружающей среды и используя их для синтеза новых струк-

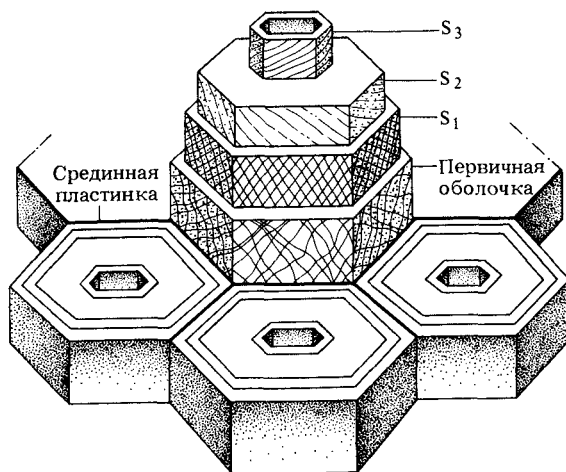


Рис. 2-33. Схема расположения микрофибрилл в первичной оболочке и в трех слоях (S_1 , S_2 , S_3) вторичной клеточной оболочки

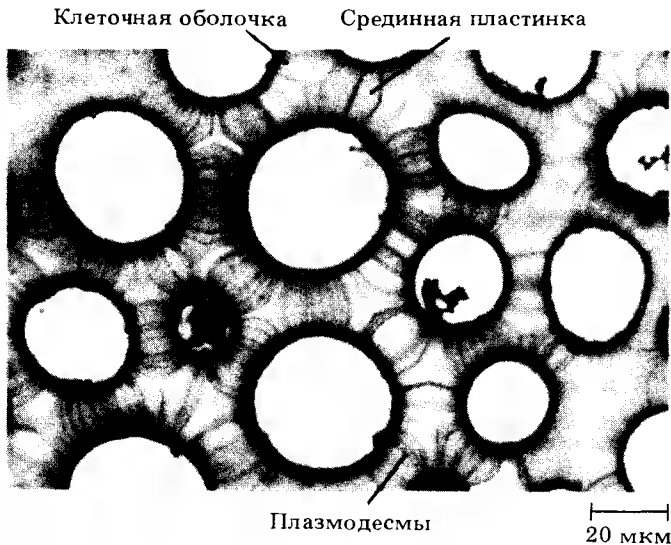


Рис. 2-34. Световая микрофотография плазмодесм в толстых первичных оболочках клеток эндосперма (питательной ткани семени) хурмы (*Diospyros*). Плазмодесмы выглядят как тонкие нити, тянущиеся от клетки к клетке и проходящие через оболочки

турных и функциональных молекул. Когда клетка достигает определенного размера, она делится. Две дочерние клетки, каждая из которых примерно в половину меньше исходной материнской, снова начинают расти. Одноклеточные организмы могут делиться каждый день или даже каждые несколько часов, образуя непрерывный ряд идентичных организмов. У многоклеточных организмов деление клеток наряду с увеличением их размеров является способом роста организма. Во всех случаях новые клетки, образовавшиеся путем деления, сходны по структуре и функциям как с родительской клеткой, так и между собой.

Процесс деления у эукариот можно подразделить на две частично перекрывающиеся стадии: *митоз* и *цитокinesis*.

Митоз — это образование из одного ядра двух дочерних ядер, морфологически и генетически эквивалентных друг другу. Цитокinesis включает деление цитоплазматической части клетки с образованием дочерних клеток.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

Живая клетка проходит ряд последовательных событий, составляющих клеточный цикл (рис. 2-36). Продолжительность цикла варьирует в зависимости от типа клетки и внешних факторов, например температуры или обеспеченности питательными веществами. Обычно цикл делится на *интерфазу* и четыре фазы *митоза*.

Интерфаза

Интерфазу, период между двумя последовательными митотическими делениями, когда-то рассматривали как «фазу покоя». Однако это оказалось не так.

Интерфазу можно разделить на три периода, обозначаемые G_1 , S и G_2 (рис. 2-36). Период G_1 (от англ. gap — промежуток) начинается после митоза; в это время увеличивается количество цитоплазмы, включая различные органеллы. Кроме того, согласно современной гипотезе, в период G_1 синтезируются вещества, которые либо стимулируют, либо ингибируют период S и остальную часть цикла, определяя, таким образом, произойдет ли вообще деление клетки.

Период S (от англ. synthesis — синтез) следует за периодом G_1 , в это время происходит удвоение генетического материала (ДНК). В период G_2 , который следует за периодом S , формируются структуры, непосредственно участвующие в митозе, например компоненты нитей веретена.

Некоторые клетки проходят неограниченный ряд клеточных циклов. К ним относятся одноклеточные организмы и некоторые клетки зон активного роста (меристем). Ряд специализированных клеток после созревания теряет способность к размножению. Третья группа клеток, например образующих раневую ткань (каллус), сохраняет способность делиться только в специальных условиях.

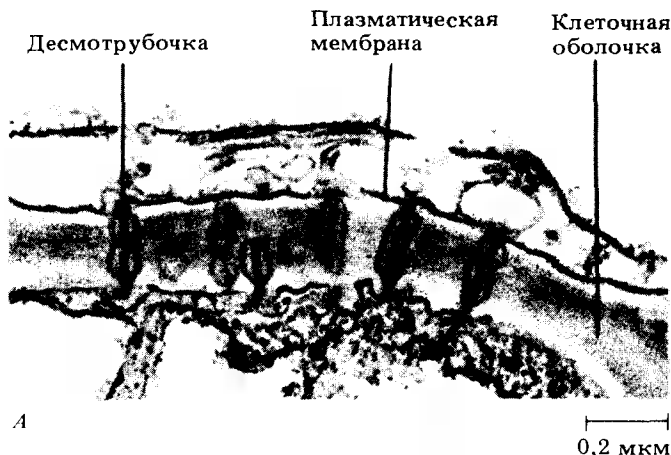


Рис. 2-35. Электронная микрофотография плазмодесм. А. Продольный срез плазмодесм, соединяющих протопла-

сты двух клеток листа кукурузы (*Zea mays*). Б. Поперечный срез плазмодесм



на первичном поровом поле клетки листа кукурузы

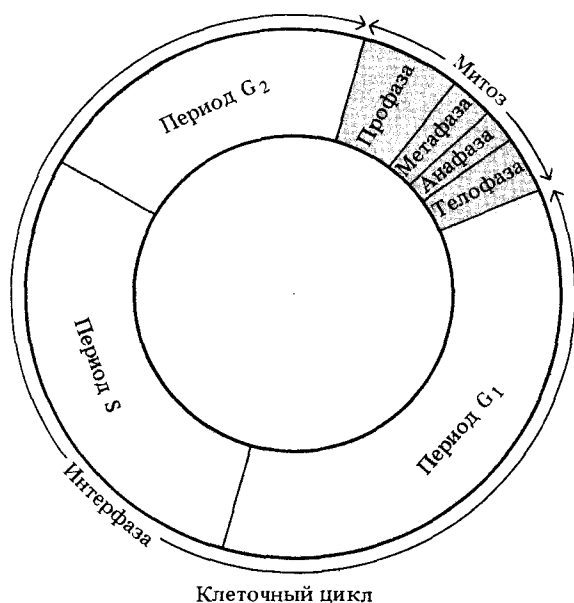


Рис. 2-36. Клеточный цикл можно разделить на митоз и интерфазу — период между двумя последовательными митотическими делениями. Обычно клетки проводят большую часть своей жизни в интерфазе, которую можно подразделить на три периода. Первый из них (G_1) — период общего роста и репликации цитоплазматических органелл. В течение второго периода (S) происходит синтез ДНК. В третьем периоде (G_2) формируются структуры, необходимые для митотического деления, например нити веретена. После периода G_2 начинается митоз. Митоз делится на четыре фазы

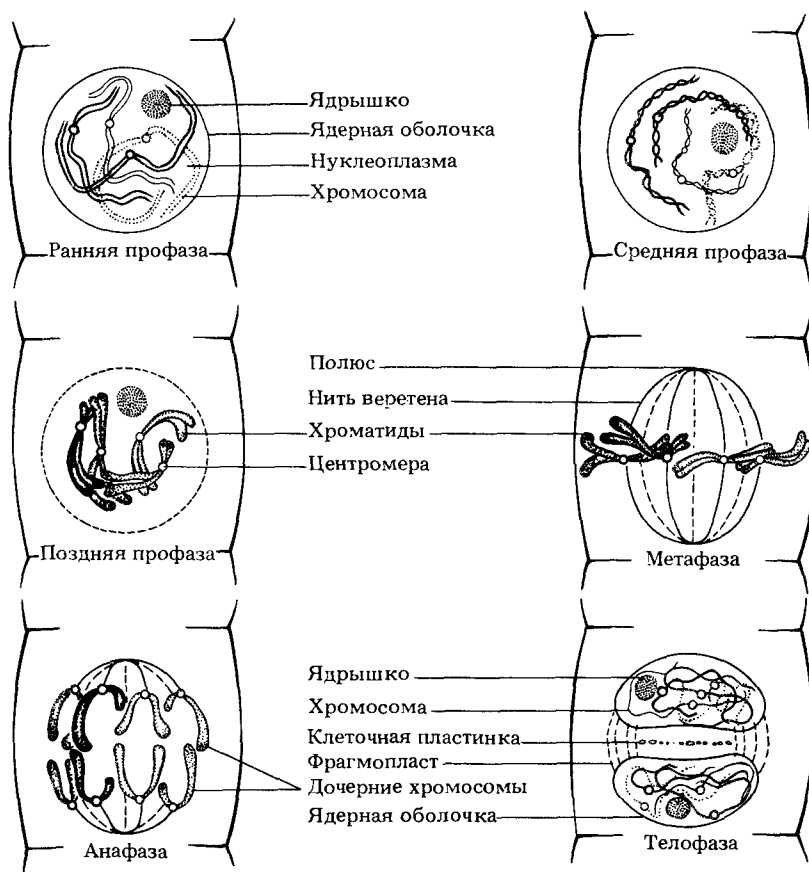


Рис. 2-37. Схема митоза. В качестве примера взята клетка с четырьмя хромосомами. В ранней профазе хромосомы выглядят как длинные тонкие нити, разбросанные внутри ядра. Постепенно хромосомы укорачиваются и утолщаются и наконец можно увидеть, что каждая состоит из двух нитей (хроматид). Затем исчезают ядрышко и ядерная оболочка. Появление веретена означает начало метафазы, на протяжении которой хромосомы мигрируют в экваториальную плоскость веретена. В поздней метафазе (показанной здесь) центромеры хромосом лежат в этой плоскости. Анафаза начинается с деления центромер; в результате каждая из сестринских хроматид (называемых теперь дочерними хромосомами) имеет свою центромеру. Как показано на рисунке, дочерние хромосомы расходятся к противоположным полюсам веретена. Телофаза в какой-то мере противоположна профазе; она начинается после того, как дочерние хромосомы разошлись к полюсам

Митоз

Митоз, или деление ядра, — это непрерывный процесс, обычно подразделяемый на четыре фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (рис. 2-37 — 2-39). В результате митоза генетический материал, удвоившийся в интерфазе, делится поровну между двумя дочерними ядрами.

Препрофазный пояс

Одним из самых ранних признаков перехода клетки к делению служит появление узкого, кольцеобразного пояса из микротрубочек непосредственно под плазматической мембраной (см. Приложение 1 к этой главе). Этот относительно плотный пояс окружает ядро в экваториальной плоскости

Рис. 2-38. Митоз, наблюдаемый с помощью фазово-контрастной оптики в живой клетке хемантуса (*Haemanthus katherinae*). Клетки раздавлены, чтобы можно было более детально рассмотреть все хромосомы, при этом веретено еле различимо. А. Поздняя профаза: хромосомы конденсированы. Вокруг ядра обозначилась светлая зона. Б.

Поздняя профаза — ранняя метафаза: ядерная оболочка исчезла и концы хромосом видны в цитоплазме. В. Метафаза: хромосомы расположились так, что центромеры лежат в экваториальной плоскости. Г. Средняя анафаза: сестринские хроматиды (называемые теперь дочерними хромосомами) отде-

лились друг от друга и движутся к противоположным полюсам веретена. Д. Поздняя анафаза. Е. Телофаза (цитокинез): дочерние хромосомы достигли противоположных полюсов, и начинается формирование двух дочерних ядер. Образование клеточной пластинки практически завершено



А



Б



В



Г



Д



Е

20 мкм

будущего митотического веретена (рис. 2-45). Так как он появляется перед профазой, его называют *препрофазным пояском*. Препрофазный пояс исчезает после формирования митотического веретена, задолго до появления в поздней телофазе клеточной пластинки, которая растет от центра к периферии и сливается с оболочкой материнской клетки в области, ранее занятой препрофазным пояском.

Профаза

В начале *профазы* хромосомы напоминают длинные нити, разбросанные внутри ядра. Затем, по мере того как нити укорачиваются и утолщаются, можно увидеть, что каждая

хромосома состоит не из одной, а из двух переплетенных нитей, называемых *хроматидами*. В поздней профазе две укороченные спаренные хроматиды каждой хромосомы лежат рядом почти параллельно и соединены узким участком, который называется *центромерой* (рис. 2-40). Центромера, имеющая определенное местоположение на каждой хромосоме, делит хромосому на два плеча различной длины.

В профазе вокруг ядерной оболочки видна *светлая зона*, в которой появляются микротрубочки. Вначале микротрубочки имеют случайную ориентацию, а в поздней профазе располагаются параллельно поверхности ядра вдоль оси веретена. Это самое раннее проявление сборки митотического веретена.

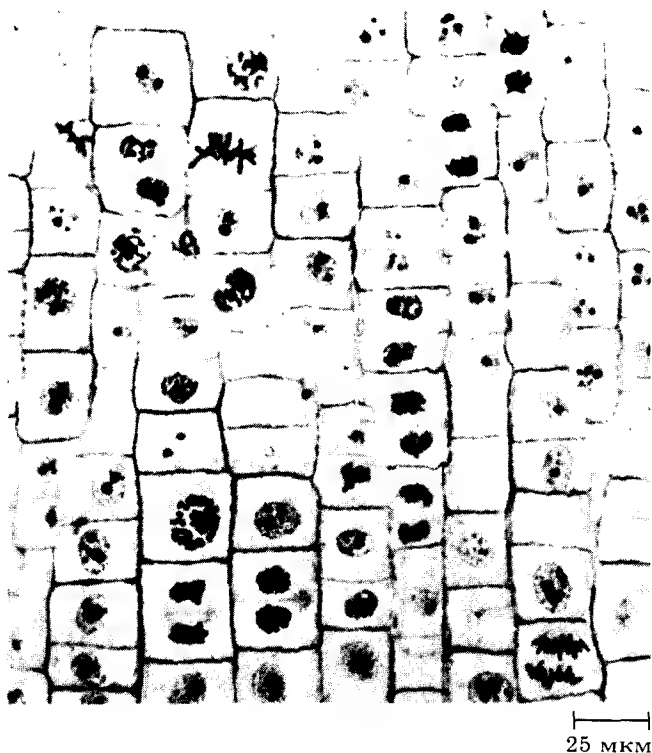


Рис. 2-39. Микрофотография делящихся клеток в кончике корня лука (*Allium*). Сравнивая рис. 2-37 и 2-38 с этими клетками, вы должны определить показанные здесь фазы митоза

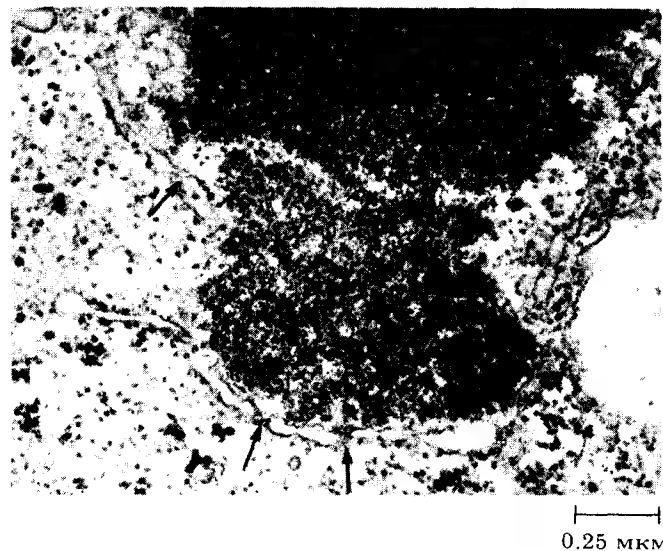


Рис. 2-41. Часть ядра паренхимной клетки стебля хвоща (*Equisetum hyemale*) в поздней профазе. Стрелками отмечены поры на фрагментах разрушающейся ядерной оболочки

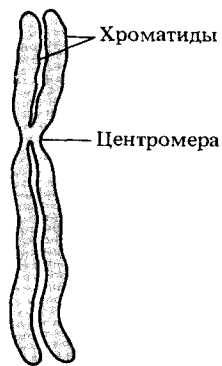


Рис. 2-40. Схема профазной хромосомы. Хромосомная ДНК реплицируется в интерфазе, и теперь каждая хромосома состоит из двух идентичных хроматид, которые лежат параллельно друг другу. Хроматиды соединяются центромерой

К концу профазы ядрышко постепенно теряет четкие очертания и наконец исчезает. Вскоре после этого распадается и ядерная оболочка (рис. 2-41).

Метафаза

В начале метафазы веретено (трехмерная структура, наиболее широкая в середине и суживающаяся к полюсам) занимает место, прежде занятое ядром. Нити веретена представляют собой пучки микротрубочек (рис. 2-42). Во время метафазы хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, располагаются таким образом, что их центромеры лежат в экваториальной плоскости веретена. Каждая хромосома, по-видимому, прикреплена к нитям веретена своей центромерой (рис. 2-42). Некоторые нити веретена проходят

от одного полюса к другому, не прикрепляясь к хромосомам. Располагаются ли хромосомы в экваториальной плоскости случайно, или положение их центромер зафиксировано — до сих пор неизвестно. Этот вопрос представляет значительный интерес для современных исследователей.

Когда все хромосомы расположатся в экваториальной плоскости, метафаза завершается. Хромосомы готовы к делению.

Анафаза

В анафазе (рис. 2-38, Г, Д) хроматиды каждой хромосомы расходятся. Теперь они называются дочерними хромосомами. Прежде всего делится центромера, и две дочерние хромосомы увлекаются к противоположным полюсам. Центромеры, которые еще прикреплены к нитям веретена, движутся впереди, а плечи хромосом тянутся сзади. Когда две дочерние хромосомы отрываются друг от друга, концы длинных плеч разделяются последними.

Нити веретена, прикрепленные к хромосомам, укорачиваются, тем самым способствуя расхождению хроматид и движению дочерних хромосом в противоположные стороны. Высказано предположение, что микротрубочки постоянно формируются на одном конце нити веретена и разбираются на другом. При этом нити веретена тянут дочерние хромосомы к полюсам за центромеры.

В конце анафазы две идентичные группы дочерних хромосом разделены и движутся к противоположным полюсам.

Телофаза

В телофазе (рис. 2-38, Е) завершается обособление двух идентичных групп хромосом, при этом вокруг каждой из них формируется ядерная оболочка (рис. 2-43). Мембраны этих оболочек образуются из шероховатого эндоплазматического ретикулума. Аппарат веретена исчезает. В ходе телофазы хромосомы постепенно теряют четкость очертаний, вытяги-



Рис. 2-42. Часть метафазной хромосомы в паренхимной клетке стебля хвоща (*Equisetum hyemale*). Некоторые микротрубочки (компоненты нитей веретена) направлены прямо к плотному хромосомному материалу в центре. Другие микротрубочки (не показаны) идут от полюса к полюсу

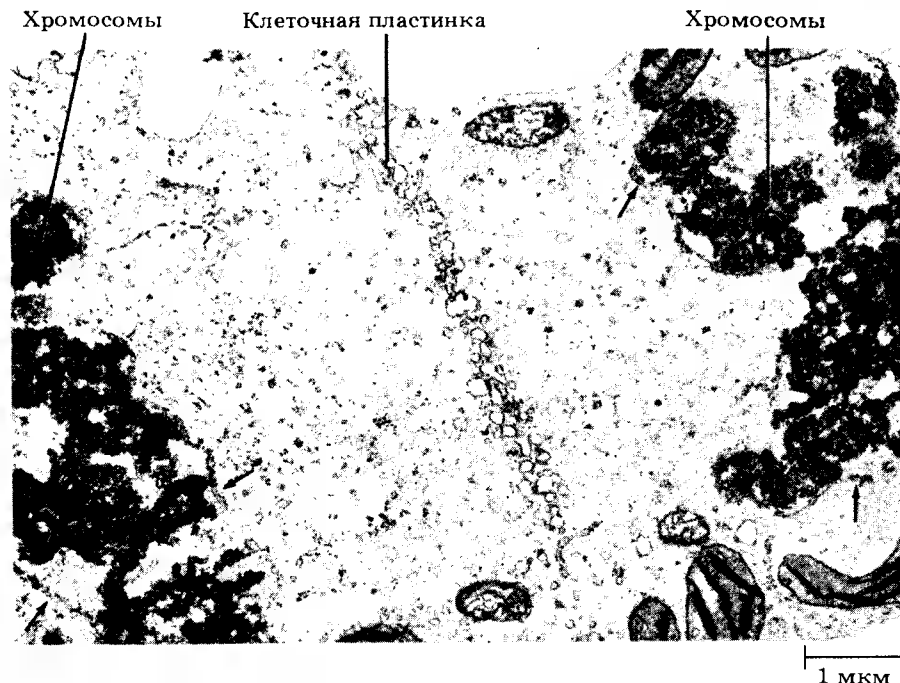


Рис. 2-43. В клетках растений после расхождения дочерних хромосом образуется клеточная пластинка. На этом завершается деление клетки. Здесь можно видеть многочисленные пузырьки Гольджи, сливающиеся на ранней стадии формирования клеточной пластинки. Две группы хромосом по обеим сторонам формирующейся клеточной пластинки находятся в телофазе. Стрелками отмечены участки ядерной оболочки, образующейся вокруг разделившихся хромосом

ваются и снова превращаются в тонкие нити. Ядрышки в это время восстанавливаются. Когда хромосомы становятся невидимыми, митоз завершается, и два дочерние ядра вступают в интерфазу.

Два дочерних ядра, образовавшихся в процессе митоза, генетически эквивалентны друг другу и материнскому ядру. Это важно, поскольку ядро — контролирующий центр клетки и несет генетическую информацию о синтезе белков (ферментов и структурных компонентов клетки). Эта наследственная программа должна быть в точности передана дочерним клеткам, что в эукариотических организмах обеспечивается путем удвоения хромосом и их последующего деления в процессе митоза.

Продолжительность митоза варьирует у различных организмов, кроме того, она зависит от типа ткани. Однако про-

фаза всегда остается самой длинной фазой, а анафаза — самой короткой. В кончике корня продолжительность профазы может составлять от 1 до 2 ч; метафазы — от 5 до 15 мин; анафазы — от 2 до 10 мин; телофазы — от 10 до 30 мин. И напротив, интерфазы — от 12 до 30 ч.

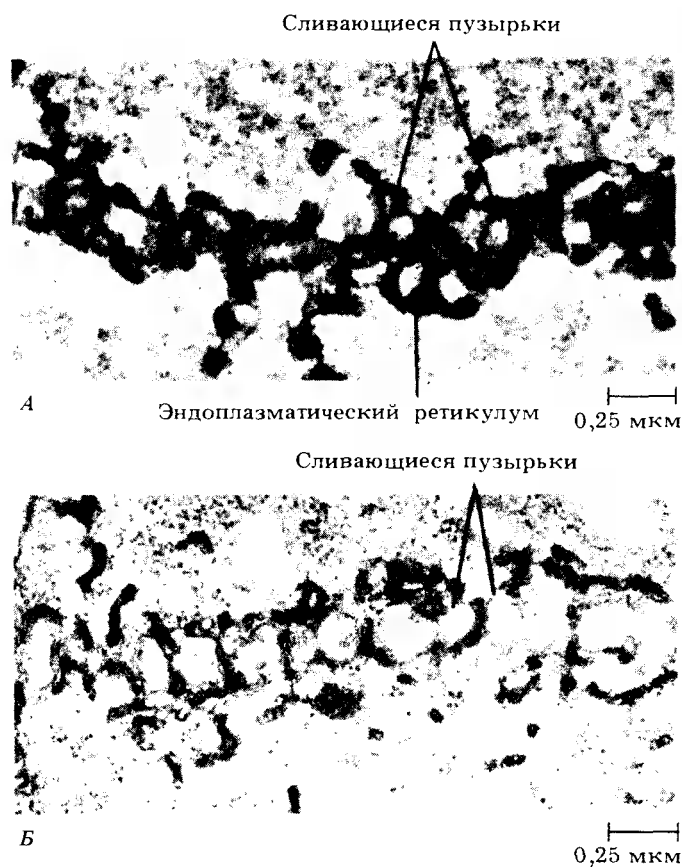
Организация митотического веретена

Как упоминалось ранее, сборка микротрубочек происходит в особых местах, называемых центрами организации микротрубочек. Во многих эукариотических клетках центры организации микротрубочек, ответственные за формирование митотического веретена, связаны с особыми структурами, называемыми *центриолями*. До недавнего времени считалось, что именно центриоли служат центрами организации

Рис. 2-44. Последовательные стадии образования клеточной пластинки в клетках корня латука (*Lactuca sativa*), иллюстрирующие связь эндоплазматического ретикула с развивающейся клеточной пластинкой и его участие в образовании плазмодесм. А. Относительно ранняя стадия, на которой

сливаются многочисленные мелкие пузырьки, оторвавшиеся от диктиосом. Видны элементы трубчатого эндоплазматического ретикула. Б. Более поздняя стадия, подтверждающая постоянную тесную взаимосвязь эндоплазматического ретикула и сливающихся пузырьков. Тяжи трубоч-

того эндоплазматического ретикула оказываются включенными в уплотняющуюся клеточную пластинку. В. Зрелые плазмодесмы, состоящие из канала, выстланного плазматической мембраной, и трубочки эндоплазматического ретикула — десмотрубочки



микротрубочек. Сейчас, однако, стало ясно, что эти центры представляют собой плохо очерченные аморфные структуры на полюсах веретена.

Цитокинез

Как указывалось выше, *цитокинез* — это процесс деления цитоплазмы. У большинства организмов клетки делятся путем втягивания клеточной оболочки, если она имеется, и образования борозды деления, которая постепенно углубляется и «сжимает» оставшиеся нити митотического веретена. У всех растений (мохообразных и сосудистых растений) и у некоторых водорослей клетки делятся благодаря образованию *клеточной пластинки* (рис. 2-43 — 2-45).

В ранней телофазе между двумя дочерними ядрами формируется бочкообразная система волокон, называемая *фрагмопластом*. Волокна фрагмопласта, так же как и волокна митотического веретена, состоят из микротрубочек. В световом микроскопе видно, как в экваториальной плоскости фрагмопласта появляются мелкие капли, которые затем сливаются, образуя клеточную пластинку. Клеточная пластинка растет до тех пор, пока не достигнет оболочки делящейся клет-

ки. На этом и завершается разделение двух дочерних клеток. С помощью электронного микроскопа можно видеть, что сливающиеся капельки — это пузырьки, отрывающиеся от аппарата Гольджи. Они в основном содержат пектиновые вещества, из которых формируется срединная пластинка, а мембраны пузырьков участвуют в построении плазматической мембраны по обеим сторонам пластинки. В это время из фрагментов трубчатого эндоплазматического ретикула образуются плазмодесмы (рис. 2-44).

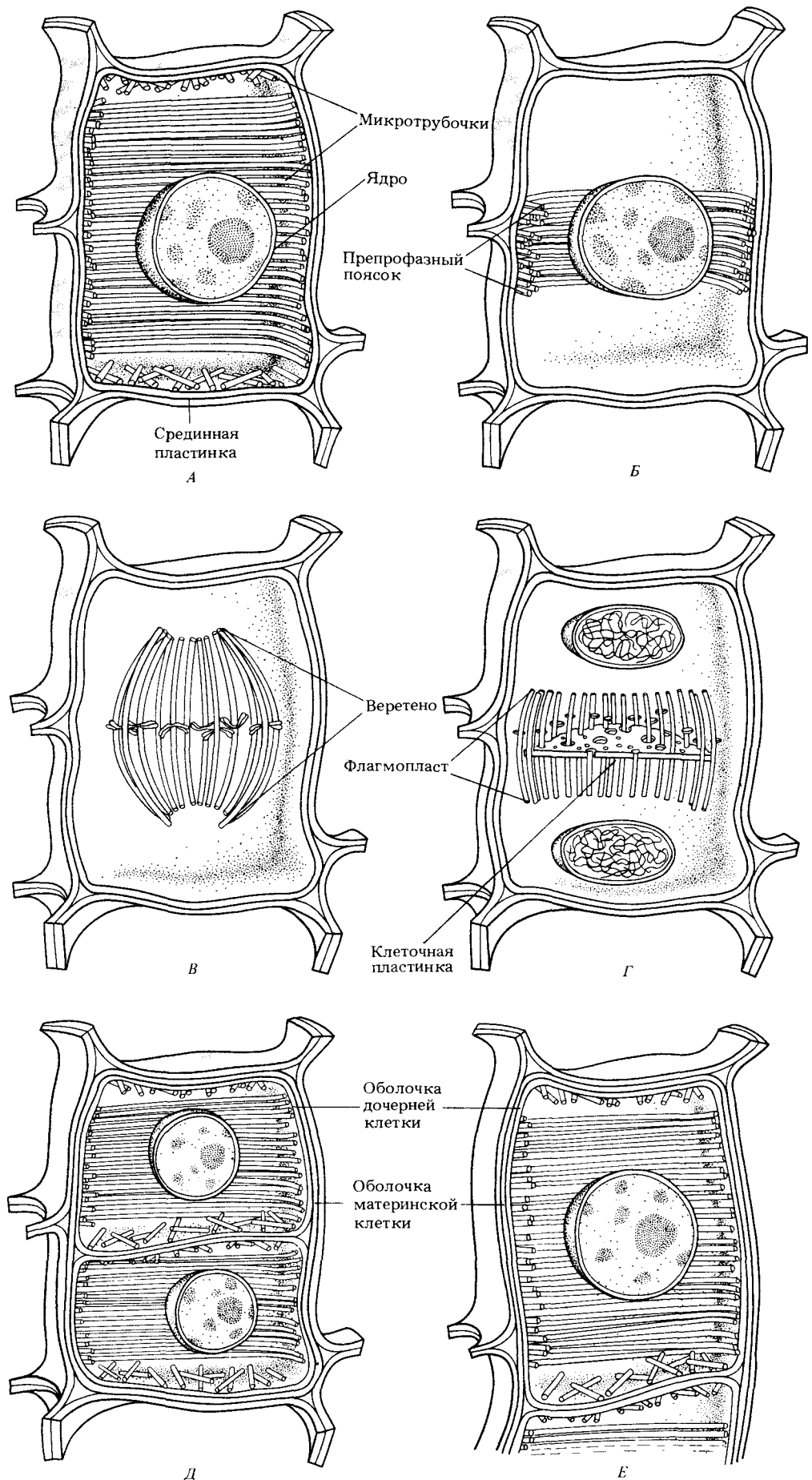
После образования срединной пластинки каждый протопласт откладывает над ней первичную оболочку. Кроме того, каждая дочерняя клетка откладывает новый слой оболочки вокруг всего протопласта, которая продолжает оболочку, возникшую из клеточной пластинки (рис. 2-45). Исходная оболочка родительской клетки разрушается по мере роста дочерних клеток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все живое состоит из клеток. Клетки крайне разнообразны по структуре и функциям. Одни представляют собой одноклеточные организмы, другие — высокоспециализированные — входят в состав многоклеточных организмов как животных, так и растений. И все же клетки очень сходны между собой. Все они окружены мембраной, называемой плазматической, или плазмалеммой. Плазматическая мембрана ограничивает цитоплазму клетки и ДНК. Все живое, содержащее клетки называют протоплазмой.

Клетки подразделяются на две основные группы: прокариотические и эукариотические. Прокариотические (бактериальные) клетки лишены ядер и ограниченных мембранами органелл. В настоящее время к прокариотам относятся бактерии, в том числе и цианобактерии. Эукариотические клетки имеют настоящие ядра и отдельные компартменты —

Рис. 2-45. Перераспределение микротрубочек в течение клеточного цикла и по мере образования клеточной стенки. А. В интерфазе, во время роста и дифференцировки клеток, микротрубочки лежат непосредственно под плазматической мембраной. Б. Перед профазой кольцевой пояс микротрубочек, или препрофазный пояс, окружает ядро в экваториальной плоскости будущего митотического веретена. В. В метафазе микротрубочки образуют веретено. Г. Когда микротрубочки веретена исчезают, новые микротрубочки образуют между двумя дочерними ядрами фрагмопласт. Клеточная пластинка формируется в экваторе фрагмопласта между двумя ядрами и растет от центра, пока не достигнет оболочки делящейся клетки. Д. Каждая из дочерних клеток формирует собственную первичную оболочку. Е. По мере роста дочерних клеток (здесь показана только верхняя) оболочка материнской клетки разрушается. Д и Е. Микротрубочки опять лежат под плазматической мембраной



обособленные участки клетки, выполняющие различные функции.

Эукариотические клетки разделены на компартменты с помощью мембран, как правило трехслойных. Такие мембраны называются элементарными. Мембраны контролируют обмен веществ между клеткой и окружающей средой и между органеллами и цитоплазмой.

Растительные клетки обычно имеют полужесткую клеточную оболочку и протопласт — «единицу» протоплазмы, ограниченную клеточной оболочкой. Протопласт состоит из цитоплазмы и ядра. Цитоплазматический матрикс, или основное вещество, растительных клеток, как правило, находится в движении. Это явление известно как ток цитоплазмы, или циклоз. Плазматическая мембрана, представляющая собой элементарную мембрану, отделяет цитоплазму от клеточной оболочки.

Помимо клеточной оболочки для растительных клеток характерны цитоплазматические вакуоли. Это полости, заполненные клеточным соком, водным раствором разнообразных солей, сахаров и других веществ. Вакуоли играют важную роль в увеличении размера клеток и поддержании упругости тканей. Кроме того, во многих вакуолях разрушаются макромолекулы, а продукты распада вовлекаются в новые метаболические процессы. Вакуоли окружены элементарной мембраной, называемой тонопластом. Молодые клетки обычно содержат многочисленные мелкие вакуоли, которые увеличиваются в размерах и сливаются в одну большую вакуоль, когда клетка достигает зрелости. Увеличение вакуолей приводит к росту клетки.

Ядро — контролирующий центр клетки — часто наиболее заметная структура протопласта. Оно окружено ядерной оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран. В ядре находится хроматин, который в процессе клеточного деления конденсируется в отдельные хромосомы. Хроматин и хромосомы состоят из ДНК и белков.

Наряду с вакуолью и клеточной оболочкой характерным компонентом растительных клеток являются пластиды. Каждая пластида окружена оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран. Классификация зрелых пластид основана на находящихся в них видах пигментов: хлоропласты содержат хлорофиллы и каротиноиды, хромопласты — каротиноиды, а в лейкопластах пигментов нет. Хлоропласты имеют грани, — пачки уплощенных мембранных пузырьков, называемых тилакоидами, в которых сосредоточены пигменты. Различные виды пластид могут развиваться из мелких бесцветных телец — пропластид.

Подобно пластидам, митохондрии окружены двумя элементарными мембранами. Внутренняя мембрана изгибается и образует обширную мембранную систему; на складках внутренней мембраны локализованы ферменты. Митохондрии — это те органеллы эукариотических клеток, в которых происходит дыхание.

В дополнение к органеллам цитоплазма эукариотических клеток содержит две мембранные системы: эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи. Эндоплазматический ретикулум — это обширная трехмерная система мембран. Она может связываться с ядерной оболочкой и служить местом прикрепления рибосом. Встречаются и свободные рибосомы (не связанные с эндоплазматическим ретикулумом). В эукариотических клетках они находятся как в цитоплазме, так и в ядре. В рибосомах аминокислоты соединяются друг с другом, образуя белки. В процессе синтеза белка отдельные рибосомы объединяются в полирибосомы, или полисомы.

Термином «аппарат Гольджи» обозначают все диктиосомы, или тельца Гольджи. Диктиосомы — это группы плоских, дископодобных цистерн, от которых отпочковываются многочисленные пузырьки. В диктиосомах, по-видимому, накапливаются и упаковываются сложные углеводы и другие вещества, которые в пузырьках переносятся к границе клетки. Пузырьки принимают участие и в образовании плазматической мембраны. Эндоплазматический ретикулум и диктиосомы объединены в единую эндоплазматическую систему.

Микротрубочки — тонкие структуры разной длины, состоящие из белка тубулина. Они играют немаловажную роль в митозе, формировании клеточной пластинки, построении клеточной оболочки и движении жгутиков.

Микрофиламенты — нити сократимого белка актина. Считается, что пучки этих тонких нитей играют решающую роль в циклозе. Вместе с микротрубочками микрофиламенты образуют цитоскелет клетки.

Жгутики (локомоторные органеллы) — это волосовидные структуры, отходящие от поверхности многих эукариотических клеток. Все жгутики эукариотических клеток имеют одинаковую систему организации $9 + 2$, означающую, что наружное кольцо из девяти пар микротрубочек окружает две внутренние микротрубочки в центре жгутика.

Клеточная оболочка — это основной отличительный признак растительной клетки. Она определяет структуру клетки и текстуру растительных тканей. Клеточная оболочка обычно состоит из трех слоев: срединной пластинки, первичной и вторичной оболочек. Целлюлоза входит в состав клеточной оболочки в виде жестких фибрилл, состоящих из большого числа молекул целлюлозы. Целлюлозные фибриллы переплетены с нецеллюлозными молекулами матрикса — гемицеллюлоз и пектина. Во всех трех слоях клеточной оболочки может присутствовать и лигнин, особенно характерный для вторичной оболочки.

После отложения вторичной оболочки клетки, как правило, отмирают и формируют трубки для проведения воды или жесткие опорные структуры.

Взаимосвязь клеток растения достигается с помощью плазмодесм, которые пронизывают оболочки и связывают протопласты соседних клеток.

Делящиеся клетки проходят клеточный цикл, состоящий из интерфазы и митоза. Интерфазу можно разделить на три периода: период G_1 , в течение которого происходит общий рост и размножение органелл; период S , когда удваивается ДНК; период G_2 , когда синтезируются структуры, участвующие в митозе.

В интерфазе хромосомы находятся в неспирализованном состоянии и их трудно отличить от нуклеоплазмы. Во время митоза хромосомный материал — хроматин — конденсируется, и можно видеть, что каждая хромосома состоит из двух параллельных нитей — хроматид, соединенных центромерой. Центромера делится, и хроматиды, которые теперь называются дочерними хромосомами, увлекаются к противоположным полюсам. Деление клетки завершается образованием вокруг дочерних хромосом новых ядерных оболочек. Таким способом генетический материал поровну распределяется между двумя новыми ядрами.

Митоз, как правило, заканчивается цитокинезом — делением цитоплазмы. У растений и некоторых водорослей цитоплазма делится с помощью клеточной пластинки, которая начинает формироваться в телофазе митоза. После разделения цитоплазмы протопласты откладывают новые клеточные оболочки.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ВОЗНИКНОВЕНИЕ КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ

В XVII в. английский врач Роберт Гук, используя микроскоп собственной конструкции, заметил, что пробка и другие растительные ткани состоят из маленьких ячеек, разделенных перегородками. Он назвал эти ячейки клетками. В современном значении это слово стали употреблять только 150 лет спустя.

В 1838 г. немецкий ботаник Маттиас Шлейден пришел к выводу, что все растительные ткани имеют клеточное строение. На следующий год зоолог Теодор Шванн подтвердил наблюдение Шлейдена на тканях животных и предположил, что клетка — основа жизни. Создание клеточной теории — значительный успех биологии, поскольку она подразумевает единство всех живых систем и объединяет различные направления биологии, изучающие разнообразные организмы.

В 1858 г. известный патолог Рудольф Вирхов сделал общее заключение, что клетки могут появляться только от других клеток: «Где существует клетка, там должна быть и предшествующая клетка, точно так, как животное происходит только от животного, а растение только от растения. ...Над всеми живыми формами, будь то организмы животных или растений, или их составные части, господствует вечный закон непрерывного развития».

Концепция Вирхова с точки зрения эволюции приобретает еще большую значимость. Существует непрерывная связь между современными клетками — и организмами, в состав которых они входят, — и примитивными клетками, которые впервые появились на Земле по крайней мере 3,5 млрд. лет назад.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

МИР МИКРОСКОПИИ

Большинство клеток можно увидеть только с помощью микроскопа. При описании размеров клеток используют микрометры и нанометры (см. таблицу). Невооруженный

Единицы измерения, используемые в микроскопии

1 сантиметр (см)	= 1/100 метра (м)	= 0,4 дюйма
1 миллиметр (мм)	= 1/1000 м	= 1/10 см
1 микрометр (мкм) ¹⁾	= 1/1 000 000 м	= 1/10 000 см
1 нанометр (нм)	= 1/1 000 000 000 м	= 1/10 000 000 см
1 ангстрем (Å)	= 1/10 000 000 000 м	= 1/100 000 000 см
или		
$1 \text{ м} = 10^2 \text{ см} = 10^3 \text{ мм} = 10^6 \text{ мкм} = 10^9 \text{ нм} = 10^{10} \text{ Å}$		

¹⁾ Микрометры раньше называли микронами и обозначали греческой буквой μ («мю»).

человеческий глаз имеет разрешающую способность около 1/10 мм, или 100 мкм. Это означает, что если вы смотрите на две линии, которые находятся друг от друга на расстоянии менее чем 100 мкм, они сливаются в одну. Точно так же две точки, лежащие на расстоянии менее 100 мкм, кажутся одной расплывчатой точкой. Чтобы различить структуры, расположенные более тесно, применяют оптические приборы, например микроскопы. Лучший световой микроскоп имеет

разрешающую способность около 0,2 мкм, или 200 нм, т. е. примерно в 500 раз улучшает человеческий глаз. Теоретически построить световой микроскоп с большим разрешением невозможно.

Отметим, что разрешающая способность и увеличение не одно и то же. Если с помощью лучшего светового микроскопа вы получили фотографию двух линий, расположенных на расстоянии менее 0,2 мкм, то как бы вы ни увеличивали изображение, линии будут сливаться в одну. Используя более сильные линзы, можно получить большее увеличение, но не улучшить разрешение.

Трансмиссионный (просвечивающий) электронный микроскоп

Разрешающая способность электронного микроскопа почти в 400 раз больше светового. Это достигается за счет использования потока электронов вместо видимого света. Современные электронные микроскопы имеют разрешающую способность около 0,5 нм, примерно в 200 000 раз большую, чем человеческий глаз. (Диаметр атома водорода около 0,1 нм.)

В трансмиссионном (просвечивающем) микроскопе пучок электронов, проходя сквозь образец, оставляет его изображение на экране. Участки образца, пропускающие больше электронов, т. е. «электронопрозрачные», выглядят на экране светлыми, а «электроноплотные» — темными.

Просвечивающий электронный микроскоп имеет один крупный недостаток. Электроны обладают очень маленькой массой и должны двигаться в вакууме; при этом электронный пучок может пройти только сквозь очень тонкие образцы. Для их приготовления объект нужно зафиксировать и заключить в твердый материал, а затем по специальной методике приготовить тонкие срезы. Следовательно, высокая разрешающая способность электронного микроскопа может быть использована для изучения только фиксированных препаратов. Поэтому очень трудно идентифицировать изменения, произошедшие в препарате во время его приготовления.

Некоторые типы клеток, почти все вирусы и многие внутриклеточные структуры можно увидеть только с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Рис. 2-1 — одна из многих микрофотографий, помещенных в данной книге, которые получены с помощью трансмиссионного электронного микроскопа.

Сканирующий электронный микроскоп

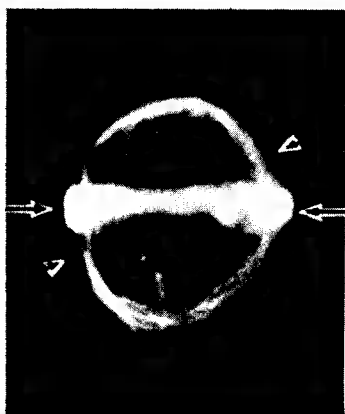
В сканирующем (растровом) электронном микроскопе электроны, которые регистрируются и преобразуются в изображение, идут от поверхности образца. Электронный пучок фокусируется в тонком зонде и им сканируют образец. В результате этого образец испускает вторичные электроны слабой энергии. Различные участки поверхности испускают неодинаковое количество вторичных электронов. Меньшее количество испускают углубления и борозды и поэтому кажутся темными, большее — пики и выступы, которые выглядят светлыми. В результате получают трехмерное изображение. Электроны, отраженные поверхностью, и вторичные электроны собираются, усиливаются и передаются на экран. Рис. 2-10 и 2-16 так же, как многие другие в этой книге, получены с помощью сканирующего электронного микроскопа.

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

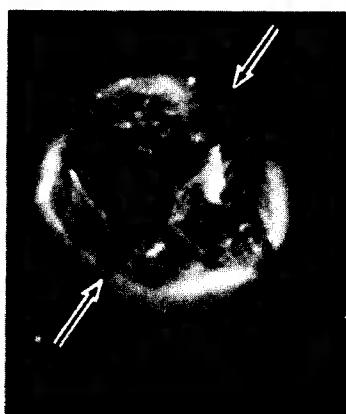
ИММУНОФЛУОРЕСЦЕНТНАЯ МИКРОСКОПИЯ
ТУБУЛИНА И МИКРОТРУБОЧЕК

Иммунофлуоресцентная микроскопия позволила выяснить локализацию микротрубочек на разных стадиях деления клетки. В отличие от других методов она дает возможность получить трехмерное изображение. Здесь показаны клетки кончика корня лука (*Allium cepa*), которые были окрашены специально приготовленными флуоресцентными антителами к тубулину и сфотографированы под флуоресцентным микроскопом. Флуоресцентные антитела, которые связались с белком тубулином, показали локализацию микротрубочек.

А. Препрофазный пояс микротрубочек (горизонтальные стрелки) окружает клетку перед профазой. Другие микротрубочки (наконечники стрелок) оконтуривают ядерную оболочку (не видна). Б. Препрофазный пояс исчез, и, место, которое он прежде занимал (отмечено стрелками), выглядит как нефлуоресцирующая полоса. Микротрубочки веретена распространились от этого района до полюсов веретена. В. В ранней телофазе, после того как хромосомы разделились, новые микротрубочки формируют фрагмопласт, в котором происходит образование клеточной пластинки. Г. По мере образования клеточной пластинки микротрубочки концентрируются там, где она распространяется от центра к стенкам делящейся клетки.



А



Б



В



Г

Глава 3

Молекулярный состав клеток



Рис. 3-1. Крахмальные зерна в амилопластах клубня картофеля, сфотографированные в поляризованном свете. Крахмал, состоящий из углерода, водорода и кислорода, является главным запасным полисахаридом растений

Таблица 3-1. Атомный состав различных организмов (в процентах сухой массы)¹⁾

Элемент	Человек	Люцерна	Бактерии
C	19,37	11,34	12,14
H	9,31	8,72	9,94
N	5,14	0,83	3,04
O	62,81	77,90	73,68
P	0,63	0,71	0,60
S	0,64	0,10	0,32
CHNOPS вместе:	97,90	99,60	99,72

¹⁾ По H. Z. Morowitz: Energy Flow in Biology (New York: Academic Press, 1968).

Как указывалось в предыдущей главе, клетки, несмотря на разнообразие, имеют сходную структуру. И сходство это становится еще более поразительным, когда мы начинаем исследовать клетки на молекулярном уровне.

Земная кора и атмосфера содержат 92 природных химических элемента. Из всех этих элементов лишь ограниченное количество было отобрано в ходе эволюции для формирования сложного, высокоорганизованного живого вещества. Фактически, как показано в табл. 3-1, около 99% (по массе) протоплазмы построено всего из шести элементов, которые входят в состав органических соединений или растворены в воде.

Вода составляет более половины массы живых тканей, в частности более 90% массы большинства тканей растений. Напротив, на долю ионов, например калия (K^+), натрия (Na^+) и кальция (Ca^{2+}), приходится не более одного процента. Оставшаяся часть клетки почти полностью состоит из органических молекул.

ОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ

По определению органические соединения — это соединения, содержащие углерод. Помимо углерода почти все органические соединения содержат водород и большинство из них — кислород (рис. 3-1). Азот и сера встречаются реже, чем кислород, и только малая доля органических соединений содержит другие элементы. Поскольку протоплазма построена из немногих элементов, основную сухую массу живых клеток составляют четыре типа органических соединений. К ним относятся углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты (табл. 3-2).

УГЛЕВОДЫ

Углеводы (сахара, крахмал и др.) — это соединения, содержащие углерод в сочетании с водородом и кислородом. Углеводы — самые распространенные в природе органические вещества. Крупные молекулы, построенные из сходных или идентичных субъединиц (*мономеров*), называются *полимерами*. В случае углеводов мономерами являются моносахариды, а полимерами — полисахариды.

Таблица 3-2. Некоторые основные классы органических соединений

Органические соединения	Функции	Компоненты	Химический состав
Углеводы	Источник энергии, структурный материал, строительные блоки для других молекул	Простые сахара	Углерод, водород и кислород
Липиды	Запасание энергии, структурный материал, препятствие для потери влаги	Жирные кислоты, глицерол	Углерод, водород и кислород
Белки	Структурный материал, ферменты	Аминокислоты	Углерод, водород, кислород, азот и сера
Нуклеиновые кислоты	Синтез белка	Нуклеотиды (азотистые основания, сахара и фосфаты)	Углерод, водород, кислород, азот и фосфор

Моносахариды и дисахариды

Моносахариды — самые простые углеводы. Они состоят из цепочки атомов углерода, к которым присоединены атомы водорода и кислорода в соотношении 1:2:1 (CH_2O). Примеры нескольких моносахаридов приведены на рис. 3-2. Как показано на рисунке, молекулы пятиуглеродных и шестиуглеродных сахаров могут существовать и в кольцевой форме (например, при растворении в воде).

Дисахариды построены из двух моносахаридов. Рис. 3-3 иллюстрирует соединение двух молекул моносахаридов в молекулу дисахарида. Реакция сопровождается выделением молекулы воды. Дисахарид в свою очередь может быть подвергнут *гидролизу* — расщеплению на исходные моносахариды при добавлении молекулы воды (одной на каждую связь). Гидролиз представляет собой экзергоническую реак-

цию — энергия химических связей ее продуктов меньше, чем исходных молекул. Поэтому в такой реакции энергия выделяется. Напротив, соединение двух моносахаридов с образованием дисахарида требует притока энергии.

В организме животных транспортируемые сахара чаще всего представлены глюкозой. Глюкоза и фруктоза образуют сахарозу — дисахарид, характерный для растений. Сахароза — это обыкновенный сахар (тростниковый или свекловичный), который мы едим. Лактоза (молочный сахар) — дисахарид, построенный из глюкозы и галактозы.

Первичным источником сахара для всех растительных клеток служит фотосинтез. В процессе фотосинтеза солнечная энергия преобразуется в энергию химических связей, необходимую для формирования молекулы глюкозы. Когда молекула сахара расщепляется, энергия химических связей высвобождается.

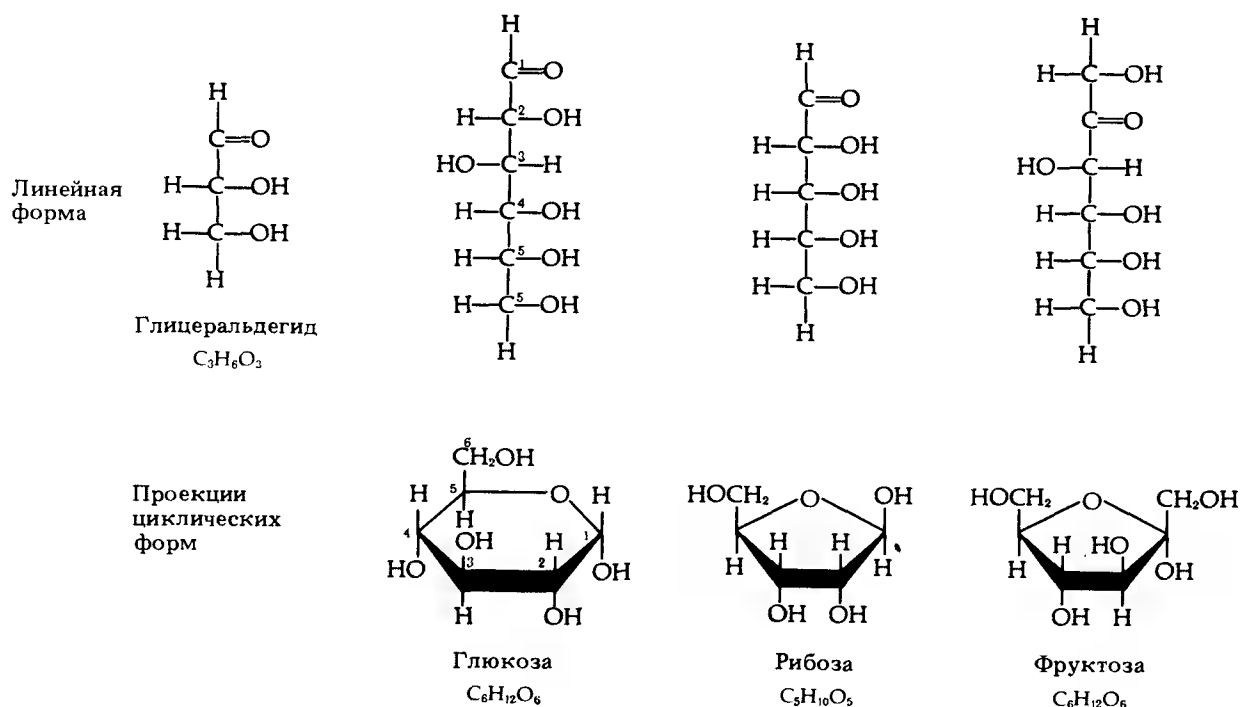


Рис. 3-2. Примеры биологически важных моносахаридов. Пятиуглеродные сахара (пентозы) и шестиуглеродные сахара (гексозы) существуют в линейной и

циклической формах. Атомы углерода нумеруются. Нумерация углеродных атомов показана для двух форм молекулы глюкозы. При этом в циклических

формах атомы углерода не обозначаются; их присутствие подразумевается в каждом углу кольца

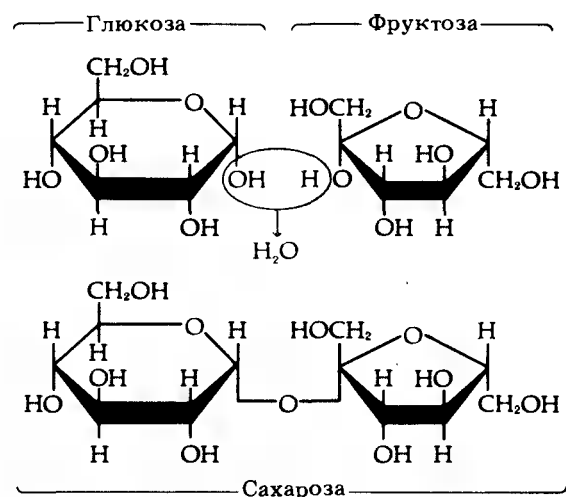


Рис. 3-3. Моносахариды глюкоза и фруктоза могут соединяться с образованием дисахарида сахарозы, основного транспортируемого растений. Связи между моносахаридами формируются путем удаления молекулы воды. Образование сахарозы требует поглощения энергии из расчета 5,5 ккал/моль

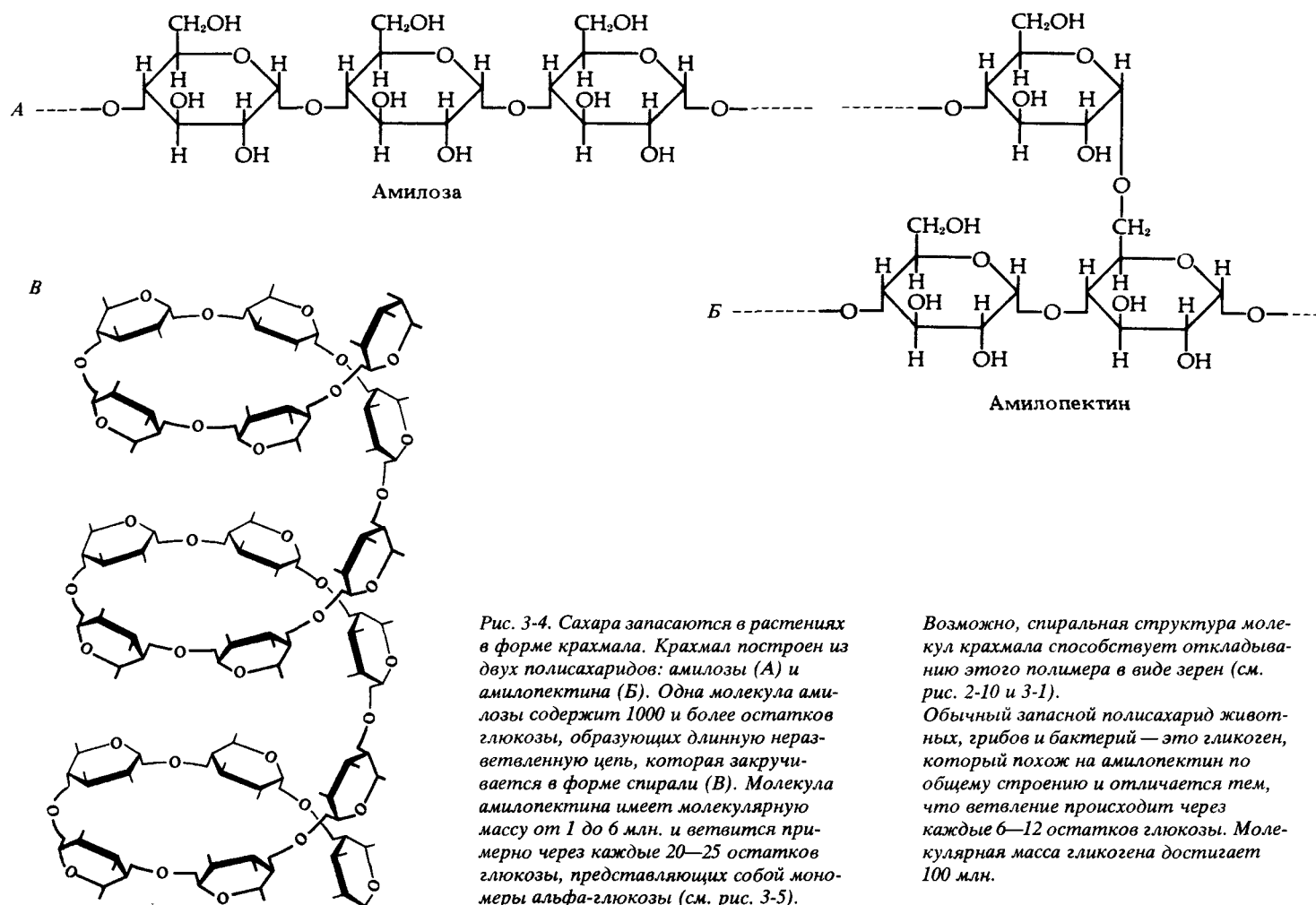


Рис. 3-4. Сахара запасаются в растениях в форме крахмала. Крахмал построен из двух полисахаридов: амилозы (А) и амилопектина (Б). Одна молекула амилозы содержит 1000 и более остатков глюкозы, образующих длинную неразветвленную цепь, которая закручивается в форме спирали (В). Молекула амилопектина имеет молекулярную массу от 1 до 6 млн. и ветвится примерно через каждые 20—25 остатков глюкозы, представляющих собой мономер альфа-глюкозы (см. рис. 3-5).

Полисахариды

Полисахариды состоят из моносахаридов, соединенных друг с другом в длинные цепи. Некоторые полисахариды являются запасными веществами. Крахмал, построенный из молекул глюкозы (точнее, ее остатков) — основной запасный полисахарид растений (рис. 3-1 и 3-4), а гликоген — грибов, бактерий и животных. Запасные углеводы гидролизуются с высвобождением энергии.

Полисахариды — это и важнейшие структурные компоненты клеток. У растений основной структурный полисахарид — целлюлоза (рис. 3-5). Более того, целлюлоза — самый распространенный в природе полисахарид. Хотя она, как и крахмал, построена из остатков глюкозы, ее нитевидные молекулы соединены в длинные жесткие цепи, что определяет и иную биологическую роль. К тому же из-за различий в способах соединения глюкозных остатков у крахмала и целлюлозы последняя нелегко гидролизуется. Помимо целлюлозы оболочки растительных клеток могут содержать ряд других полисахаридов (рис. 3-6), пектиновые вещества (пектины) (рис. 3-7) и лигнин.

Когда целлюлоза включается в клеточную оболочку, она не может служить растению в качестве источника энергии. Только некоторые бактерии, грибы и простейшие, а также

Возможно, спиральная структура молекул крахмала способствует откладыванию этого полимера в виде зерен (см. рис. 2-10 и 3-1). Обычный запасной полисахарид животных, грибов и бактерий — это гликоген, который похож на амилопектин по общему строению и отличается тем, что ветвление происходит через каждые 6—12 остатков глюкозы. Молекулярная масса гликогена достигает 100 млн.

Рис. 3-5. В живых системах циклические формы альфа- и бета-глюкозы находятся в равновесии. Переход из одной циклической формы в другую осуществляется через линейную форму (А). В то время как крахмал состоит из мономеров альфа-глюкозы, целлюлоза (Б) построена из мономеров бета-глюкозы. Группы -ОН (окрашены), отходящие от обеих сторон цепи, образуют водородные связи с соседними группами -ОН, и в результате этого формируются тяжи из параллельно соединенных цепей (В). В молекуле крахмала большинство групп -ОН способно к образованию водородных связей снаружи спирали

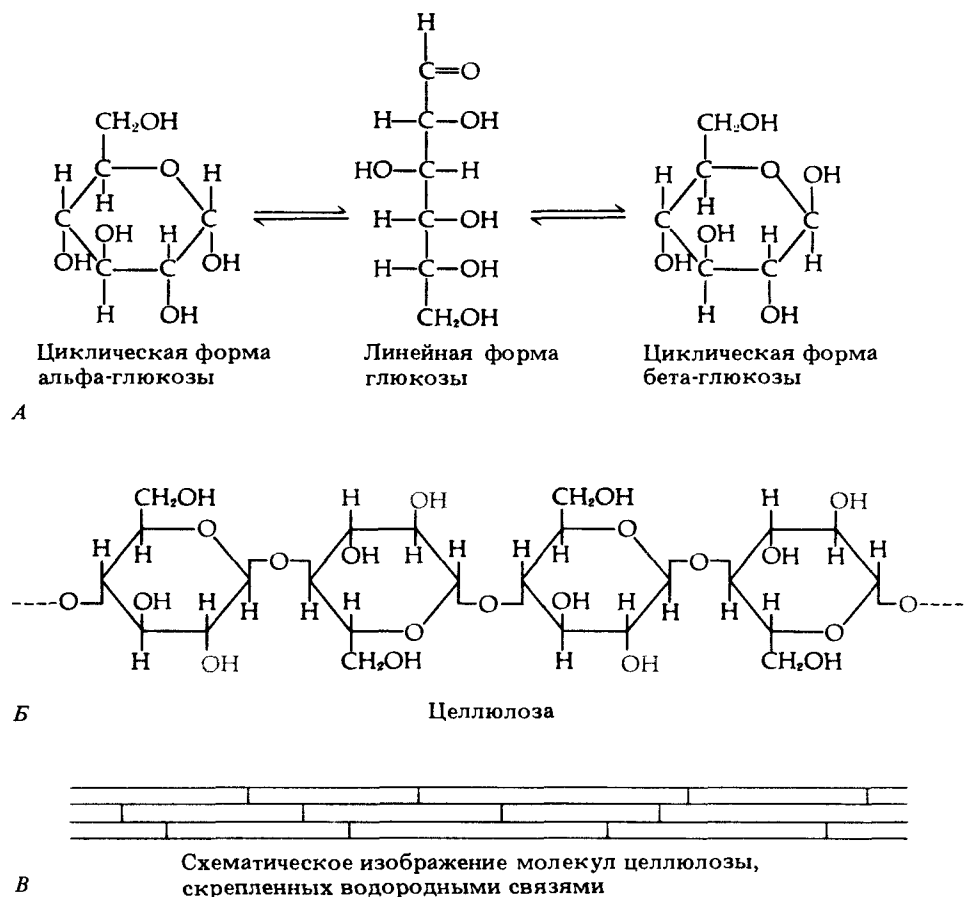


Рис. 3-6. Строительные блоки некоторых полисахаридов, наряду с целлюлозой входящих в состав клеточных оболочек растений. Показанные здесь моносахариды являются мономерами галактана, маннана, ксилана и арабиана

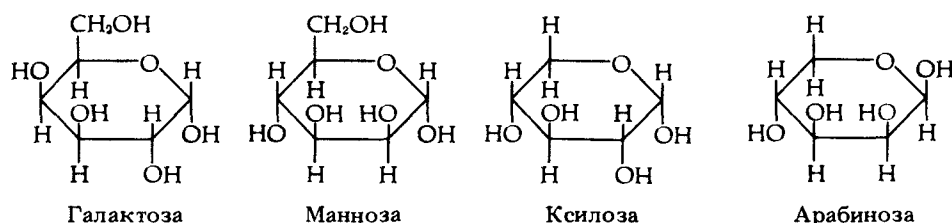
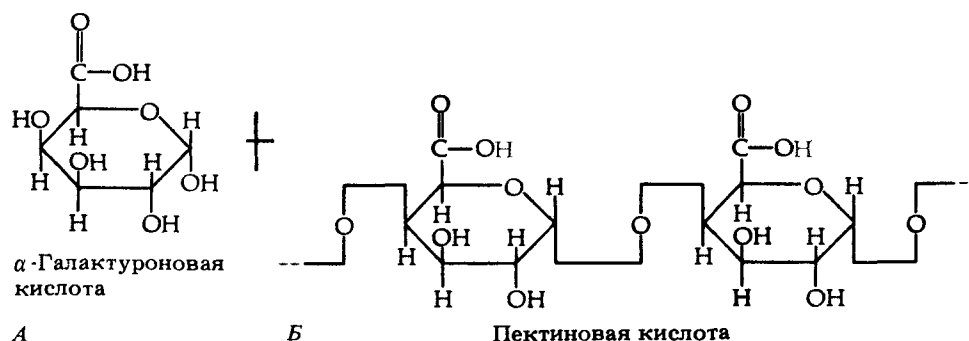


Рис. 3-7. Пектиновые соединения построены из остатков альфа-галактуроновой кислоты (А), которая является производным глюкозы. Пектиновая кислота показана внизу (Б). Кальциевые и магниевые соли пектиновой кислоты образуют основу срединной пластинки, скрепляющей соседние растительные клетки. В пектине и протопектине разное число водородных ионов (выделены цветом) замещается метильными группами (-CH₃). Протопектин — обычный компонент клеточной стенки. Он менее растворим, чем пектин, который содержится в растительных соках



очень немногие животные (тарпон¹), например) имеют ферментные системы, способные расщеплять целлюлозу. Жвач-

ные животные, термиты и тараканы могут использовать целлюлозу как источник энергии только благодаря микроорганизмам (которые обладают необходимыми ферментными системами), населяющим их пищеварительные тракты.

Хитин — другой важнейший структурный полисахарид. Он входит в состав клеточных оболочек грибов и формирует твердый наружный покров (экзоскелет) насекомых и рако-

¹ Тарпон — представитель тарпонообразных, одного из отрядов костистых рыб с многими архаичными особенностями морфологии. Атлантический тарпон (*Megalops atlanticus*) — крупная (до 180 см) и очень сильная рыба, объект спортивного лова у юго-восточных берегов Северной Америки. — Прим. перев.

служат сафлоровое, арахисовое и кукурузное масла. Животные жиры, такие, как сало и сливочное масло, содержат насыщенные жирные кислоты и имеют обычно более высокую температуру плавления, чем ненасыщенные жиры.

Кутин, суберин и воска

Кутин и **суберин** — уникальные нерастворимые липидные полимеры, являющиеся важными структурными компонентами клеточных оболочек многих растений. Их главная функция заключается в том, что они образуют основу, в которую погружены **воска** — длинноцепочечные липидные соединения. Воска совместно с кутином или суберином формируют защитные слои, которые уменьшают потерю влаги и других веществ воздушными или подземными частями растения. Основную барьерную роль при этом играют воска.

Кутин вместе с погруженными в него восками образует **кутикулу**, которая покрывает наружные стенки эпидермальных клеток. На рис. 3-10 видно, что кутикула имеет сложную структуру и состоит из нескольких слоев. Наружный слой сформирован восками, отложенными на поверхности, и называется **эпикутикулярным воском** (рис. 3-11). Под ним расположена собственно кутикула, состоящая из кутикулярного воска и кутина. Ниже могут лежать один или более так называемых кутикулярных слоев, образованных целлюлозой, кутином и воском. Наконец, между кутикулой и клеточной оболочкой может лежать еще слой пектина.

Суберин, основной компонент клеточных оболочек пробки, содержится и в поясах Каспари клеток эндодермы (см. гл. 21), и в клеточных стенках обкладок проводящих пучков в листьях злаков. Под электронным микроскопом содержащиеся суберин оболочки выглядят ламеллярными (слоистыми), состоящими из чередующихся светлых и темных полос (см. рис. 21-13). Считается, что светлые полосы состоят из восков, темные — из суберина. Некоторые кутикулы также выглядят слоистыми.

Фосфолипиды

К жирам очень близки фосфолипиды — разнообразные соединения, в которых глицерол связан с двумя жирными кислотами и молекулой, содержащей фосфор (рис. 3-12). Роль фосфолипидов в клетке очень велика, особенно — в построении клеточных мембран.

Фосфорный конец молекулы фосфолипида является гидрофильным («любящим воду») и поэтому растворим в воде в отличие от гидрофобных жирных кислот. Добавленные к воде фосфолипиды стремятся образовать пленку на ее поверхности, причем их полярные головки погружаются в воду, а нерастворимые цепи жирных кислот (хвосты) торчат над водой (рис. 3-13, А). В водной среде клеток фосфолипиды самоорганизуются в ряды, в которых нерастворимые жирные кислоты направлены друг к другу, а фосфатные концы — наружу (рис. 3-13, Б). Такие конфигурации занимают важное место в структуре клеточных мембран (см. с. 67).

БЕЛКИ

Белки, подобно полисахаридам, являются полимерами. Мономеры, образующие белки, — это азотсодержащие молекулы, называемые **аминокислотами**. В живых организмах обнаружено 20 аминокислот, однако в больших и слож-

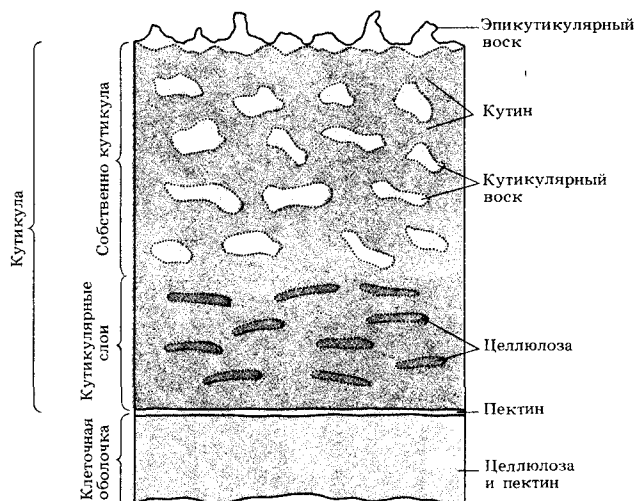


Рис. 3-10. Схематическое изображение слоев кутикулы. Первый слой — эпикутикулярный воск — состоит полностью из воска. Второй слой — собственно кутикула — состоит из воска и кутина. Ниже лежащий кутикулярный слой (или слои) образован целлюлозой и кутином, в нем может присутствовать и воск. Еще ниже находится слой пектина, примыкающий к клеточной оболочке, которая сама построена из целлюлозы и пектина

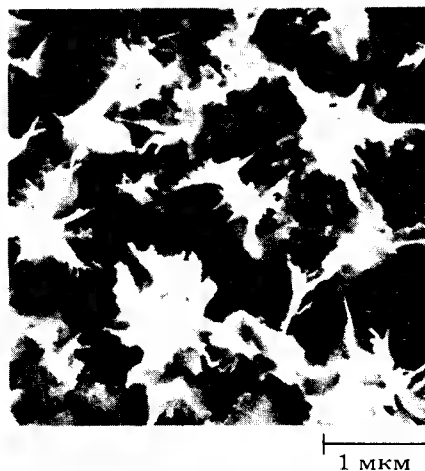


Рис. 3-11. Поверхность листа *Eucalyptus cloeziana*, на которой видны отложения эпикутикулярного воска. Под ними расположена содержащая воск кутикула, покрывающая наружные стенки эпидермальных клеток. Воска защищают открытые поверхности растения от потери воды

ных белковых молекулах (которые часто состоят из сотен аминокислот) число возможных последовательностей разных аминокислот огромно; отсюда — чрезвычайное разнообразие белковых молекул. Как будет показано ниже, аминокислотная последовательность определяет структуру, а следовательно, и функцию каждого белка. Одна клетка бактерии *Escherichia coli* может содержать от 600 до 800 различ-

Рис. 3-12. Молекула фосфолипида состоит из двух жирных кислот, связанных, как в молекуле жира, с молекулой глицерола, и из фосфатной группы (показанной в цвете), присоединенной к третьему атому углерода глицерола. Фосфатная группа содержит еще дополнительную химическую группу, обознача-

чаемую буквой R. Хвосты жирных кислот неполярны (не имеют ни положительных, ни отрицательных зарядов) и поэтому нерастворимы в воде. Полярные головки, содержащие фосфатную и R группы, гидрофильны (растворимы в воде)

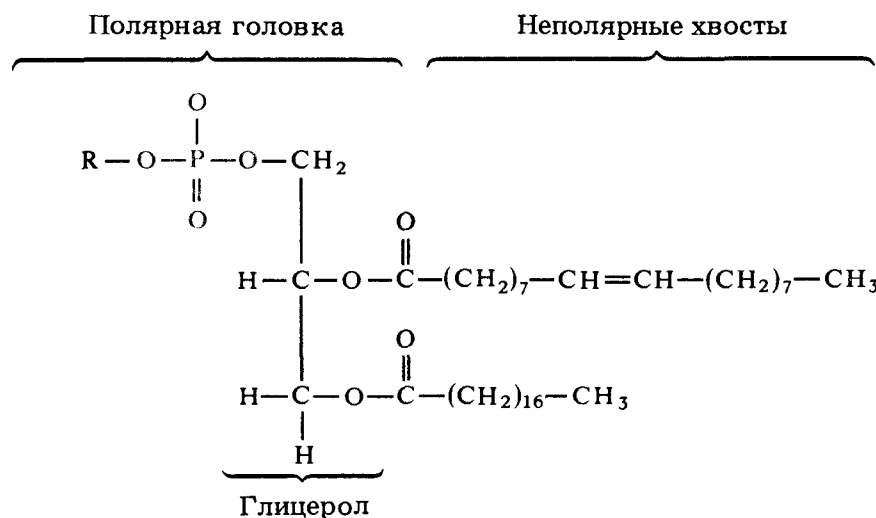
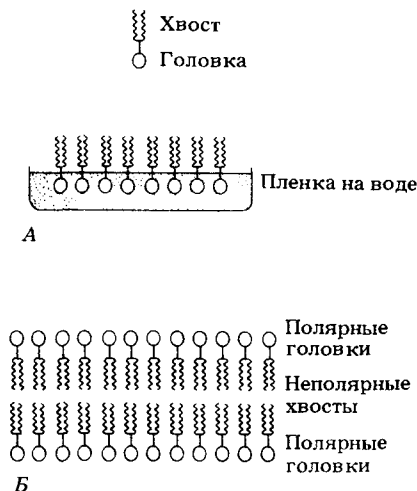


Рис. 3-13. Глицеролфосфатные участки гидрофильны (растворимы в воде), а жирные кислоты — гидрофобны. Поэтому в воде молекулы фосфолипидов располагаются на ее поверхности таким образом (А), что полярные гидрофильные головки погружены в воду, а неполярные гидрофобные хвосты поднимаются над водой. В клетке эти молекулы самоорганизуются в слои (Б); при этом растворимые головки направлены наружу

Символическое изображение молекулы фосфолипида



ных белков, а клетка растения или животного, вероятно, в несколько раз больше.

У растений самая высокая концентрация белков обнаружена в семенах (до 40% сухого веса). Эти белки выполняют запасную функцию; они используются зародышем после прорастания семени.

Аминокислоты

Схема аминокислоты приведена в подписи к рис. 3-14. Любая аминокислота состоит из аминогруппы и карбоксильной группы, присоединенных к атому углерода, который называется альфа-углеродом. R — это остаток молекулы, структура которого варьирует у разных аминокислот, и именно R-группа определяет их индивидуальность. На рис. 3-14 приведена структура 20 аминокислот, входящих в состав белков.

Аминокислоты можно сгруппировать на основе электрических зарядов, которые играют важную роль в определении свойств аминокислот и особенно образованных ими белков.

Полипептиды

Цепь аминокислот называется *полипептидом*. Аминогруппа одной аминокислоты всегда соединяется с карбоксильной группой другой; при этом выделяется молекула воды. Образующаяся связь называется *пептидной связью* (рис. 3-15). Аминокислотные мономеры полипептида часто называют аминокислотными остатками. На одном конце цепи всегда присутствует свободная аминогруппа, на другом — свободная гидроксильная группа. Конец с аминогруппой называется N-концом, конец с карбоксильной группой — C-концом.

Аминокислоты могут соединяться поперечно ковалентными связями, возникающими между двумя атомами серы двух цистеиновых остатков (эти связи называют дисульфидными). Дисульфидная связь соединяет два цистеиновых остатка в одной полипептидной цепи или в двух различных цепях (рис. 3-16).

Белки — крупные полипептиды. Их молекулярная масса колеблется от 10^4 до 10^6 и более. Для сравнения: молекулярная масса воды — 18, глюкозы — 180. (Средняя молекулярная масса аминокислотного остатка около 120, так что вы можете быстро определить примерное число аминокислот в белке на основании его молекулярной массы.)

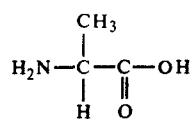
Уровни организации белка

Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяет *первичную структуру* белка. Полипептидные цепи часто образуют спираль (*вторичная структура*), которая в свою очередь может быть уложена в глобулу (*третичная структура*). Наконец, несколько полипептидных цепей могут взаимодействовать между собой с образованием *четвертичной структуры* белка.

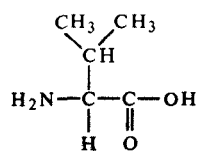
Первичная структура

Первичная структура белка — это просто линейная последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Каждый белок имеет свою первичную структуру — уникальное белковое «слово», состоящее из уникальной последовательности аминокислотных «букв». Первичная структура одного из белков, фермента лизоцима, показана на рис. 3-16.

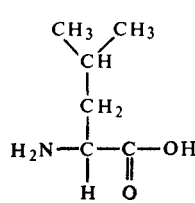
Неполярные



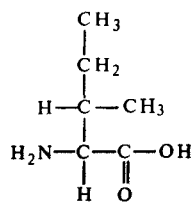
Аланин (ALA)



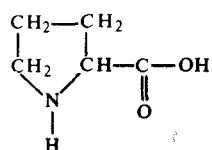
Валин (VAL)



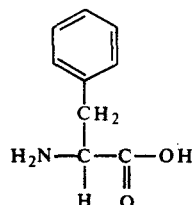
Лейцин (LEU)



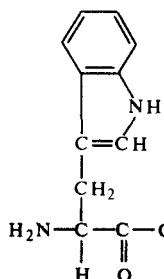
Изолейцин (ILE)



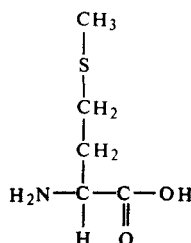
Пролин (PRO)



Фенилаланин (PHE)

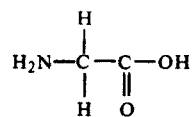


Триптофан (TRP)

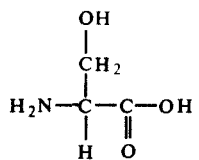


Метионин (MET)

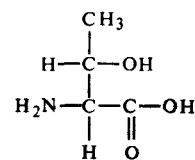
Полярные незаряженные



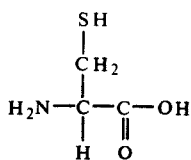
Глицин (GLY)



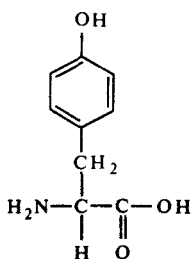
Серин (SER)



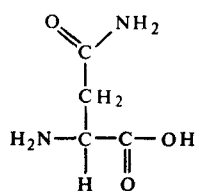
Треонин (THR)



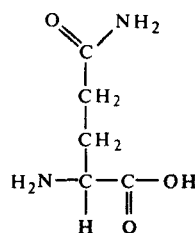
Цистеин (CYS)



Тирозин (TYR)

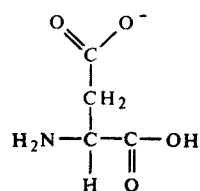


Аспарагин (ASN)

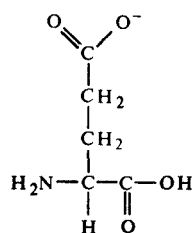


Глутамин (GLN)

Кислотные (отрицательно заряженные)

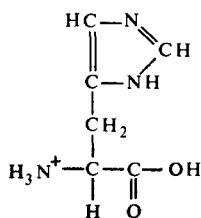


Аспарагиновая кислота (ASP)

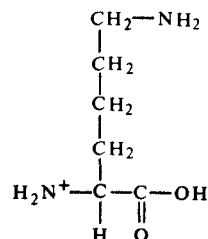


Глутаминовая кислота (GLU)

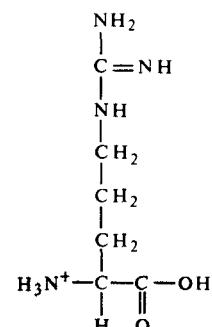
Основные (положительно заряженные)



Гистидин (HIS)

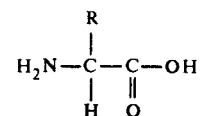


Лизин (LYS)



Аргинин (ARG)

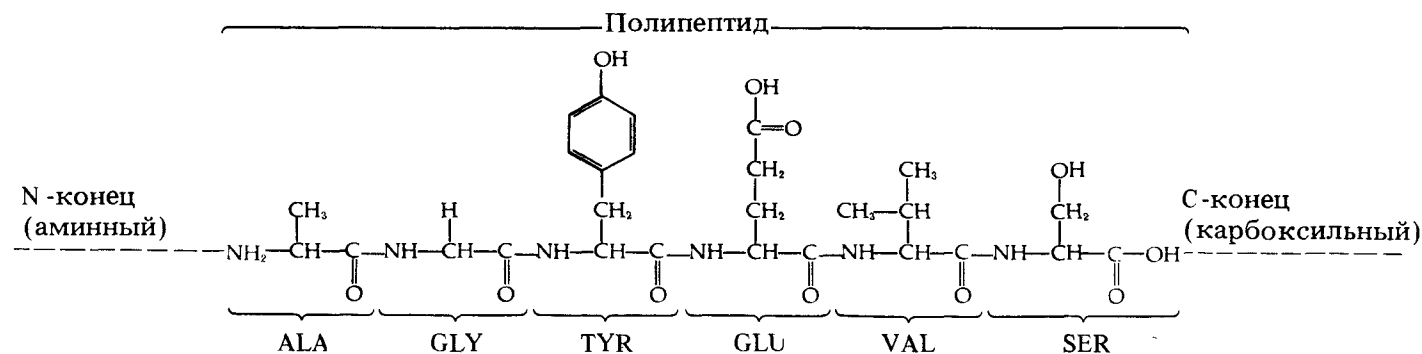
Рис. 3-14. Каждая аминокислота содержит аминогруппу ($-\text{NH}_2$) и карбоксильную группу ($-\text{COOH}$), связанные с центральным углеродным атомом. К этому же атому присоединены атом водорода и боковая группа R, которая у каждой аминокислоты имеет свое строение. Общая формула аминокислот выглядит так:



Двадцать аминокислот, входящих в состав белков, показаны слева и внизу. Можно видеть, что они имеют одинаковую структуру и отличаются только боковыми группами. В зависимости от свойств боковых групп аминокислоты подразделяют на неполярные, полярные незаряженные, отрицательно заряженные (кислотные) и положительно заряженные (основные). Неполярные молекулы нерастворимы в воде, а заряженные и полярные растворимы.

Рис. 3-15. Связи между аминокислотными остатками называются пептидными. Они формируются при отщеплении молекулы воды, как и в случае полисахаридов. Связи, выделенные здесь

цветом, всегда образуются между карбоксильной группой ($-COOH$) одной аминокислоты и аминогруппой ($-NH_2$) соседней. Следовательно, основная структура белка — длинная неразветвленная цепь. Линейное расположение аминокислот называется первичной структурой белка. Конец цепи, несущий аминогруппу, называется N-концом, карбоксильную группу — C-концом



Вторичная структура

В клетке полипептидные цепи самопроизвольно образуют упорядоченные вторичные структуры, наиболее распространенная из которых — альфа-спираль — похожа на винтовую лестницу (рис. 3-17). Она имеет постоянную геометрию с одним витком спирали через каждые 3,6 аминокислот. Спиральная конфигурация полипептидной цепи поддерживается

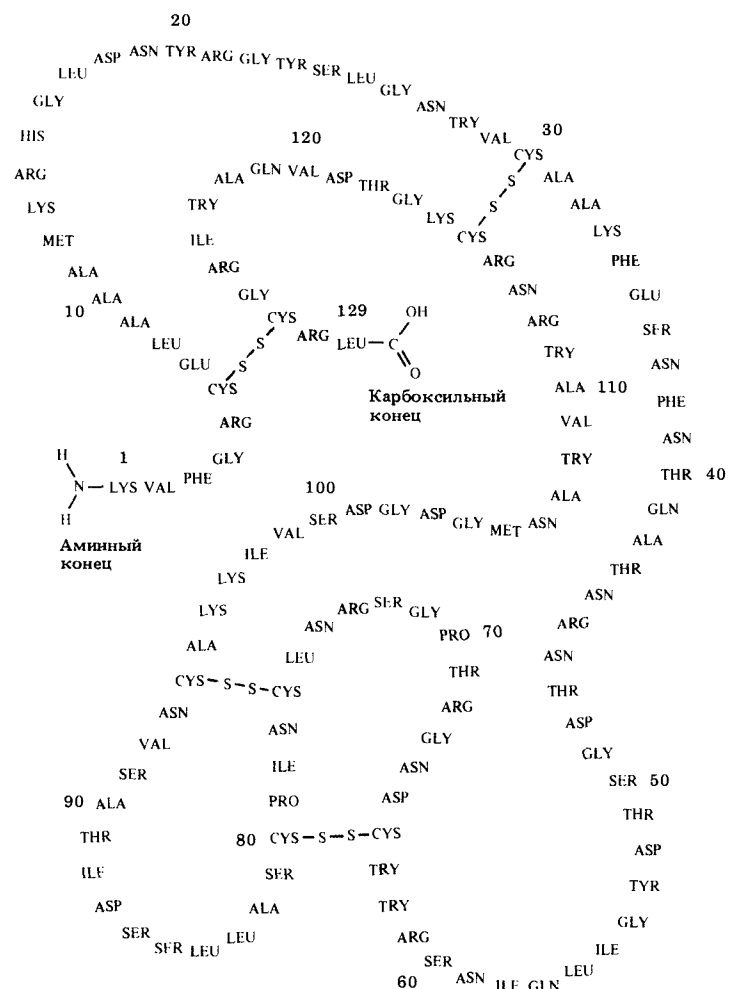


Рис. 3-16. Первичная структура фермента лизоцима (двумерная модель). Лизоцим — белок, содержащий 129 аминокислотных остатков, образующих полипептидную цепь, которая в четы-

рех местах соединена дисульфидными связями ($-S-S-$) (по D. C. Phillips. The Three-Dimensional Structure of an Enzyme Molecule. Copyright 1966 by Scientific American, Inc.)

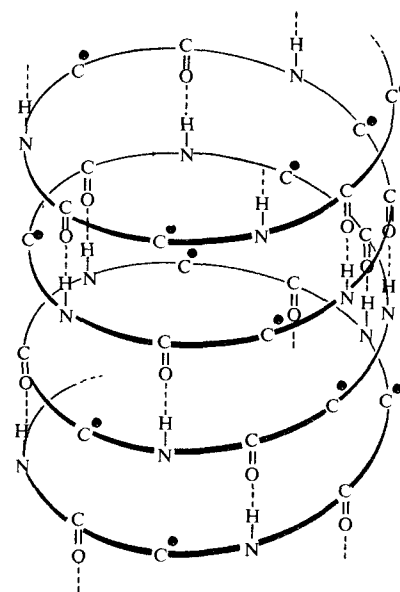


Рис. 3-17. Альфа-спираль, поддерживаемая водородными связями (пунктирные линии). Связи образуются между атомом кислорода карбоксильной группы одной аминокислоты и атомом водорода аминогруппы другой, расположенной через четыре аминокислотных остатка. Не показанные на этом рисунке R-группы присоединены к углеродным атомам, отмеченным цветными точками, и направлены наружу. Шаг спирали приходится на каждые 3,6 аминокислотных остатка

водородными связями между соседними витками, причем атом водорода аминогруппы одной аминокислоты соединяется с атомом кислорода гидроксильной группы другой аминокислоты, находящейся на соседнем витке спирали.

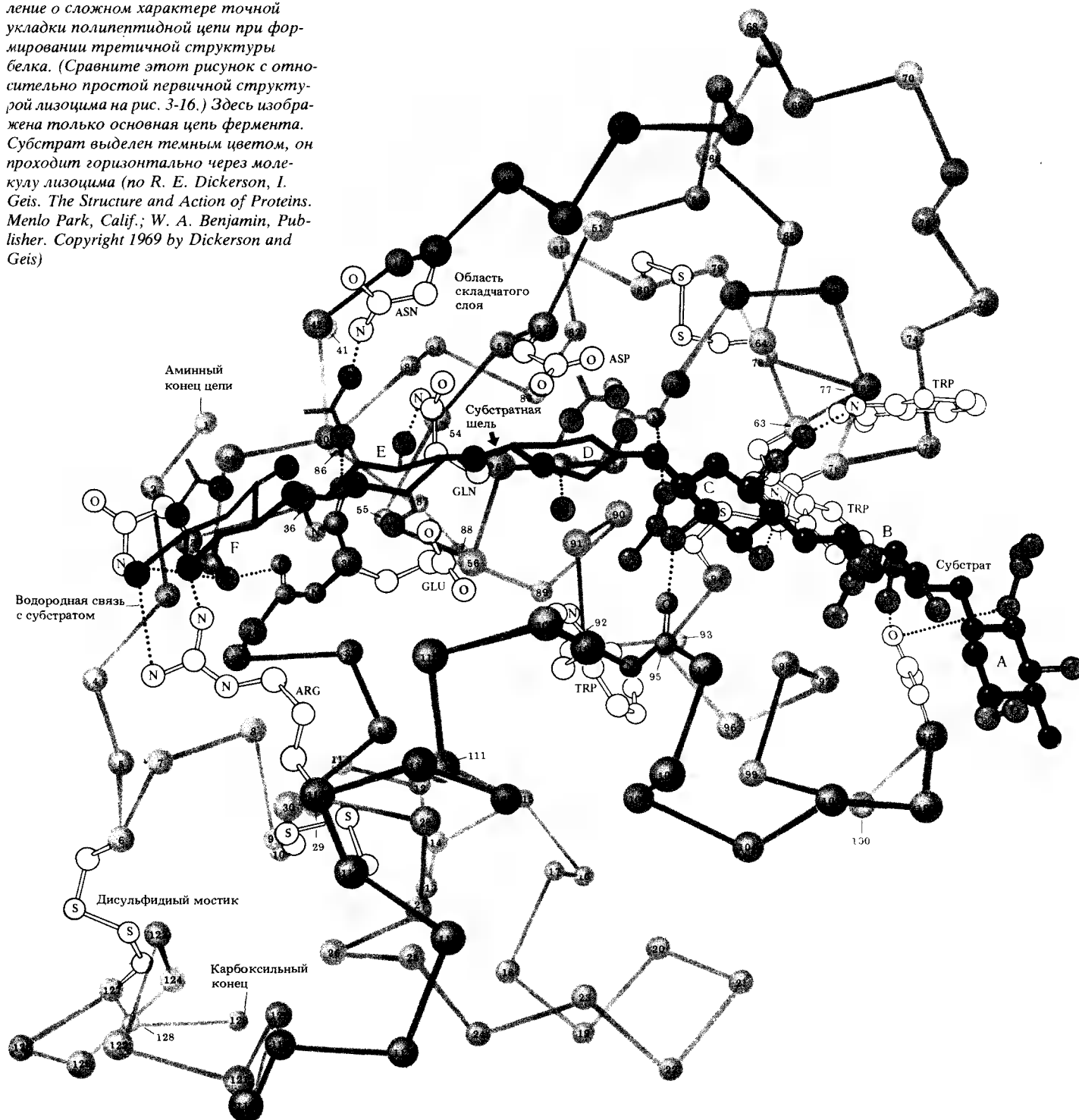
Третичная и четвертичная структура

Полипептидные цепи могут быть уложены в глобулы, формируя третичную структуру белка. На рис. 3-18 показана

Рис. 3-18. Этот рисунок дает представление о сложном характере точной укладки полипептидной цепи при формировании третичной структуры белка. (Сравните этот рисунок с относительно простой первичной структурой лизоцима на рис. 3-16.) Здесь изображена только основная цепь фермента. Субстрат выделен темным цветом, он проходит горизонтально через молекулу лизоцима (по R. E. Dickerson, I. Geis. *The Structure and Action of Proteins*. Menlo Park, Calif.; W. A. Benjamin, Publisher. Copyright 1969 by Dickerson and Geis)

укладка основной цепи фермента лизоцима. Большинство биологически активных белков, таких, как ферменты, являются глобулярными. Глобулярное строение имеют и специализированные белки клеточных мембран. Микротрубочки построены из большого числа сферических субъединиц, каждая из которых является глобулярным белком.

Третичная структура белка определяется его первичной структурой и поддерживается главным образом водородными и электростатическими связями (см. рис. 3-14), а также



взаимодействиями между аминокислотными остатками и молекулами воды. Эти связи относительно слабы и могут довольно легко разрушаться в результате физических или химических изменений среды, например повышения температуры или увеличения кислотности. Разрыв образующих третичную структуру связей приводит к денатурации белка. Хорошим примером денатурации служит свертывание белка при варке яиц. Когда белки денатурируют, полипептидные цепи разворачиваются, что приводит к потере биологической активности белка. Организмы не могут существовать при экстремально высокой температуре, поскольку в этих условиях их ферменты и другие белки становятся нестабильными и теряют свою активность в результате денатурации.

Четвертичная структура белка определяется тем, как расположены относительно друг друга образующие его полипептидные цепи. Большинство крупных белков построено из нескольких полипептидных цепей, как идентичных, так и различающихся между собой. Из двух или большего числа полипептидных цепей состоят, например, молекулы многих ферментов.

Ферменты

Ферменты — крупные глобулярные белки, действующие как катализаторы. (Молекулярная масса различных ферментов варьирует от 12 000 до 1 000 000 и более.) Катализаторы — это вещества, которые ускоряют химическую реакцию путем понижения энергии активации, но сами при этом не изменяются. Поскольку катализаторы не меняются в процессе химической реакции, они могут использоваться неоднократно и очень эффективно.

В лаборатории скорость химических реакций обычно повышают нагреванием, что увеличивает силу и частоту соударений молекул. Однако в клетке одновременно протекают сотни различных реакций, и тепло неизбирательно ускорило бы их все. Более того, повышение температуры может привести к плавлению липидов, денатурации белков и ряду других деструктивных изменений. Только благодаря катализаторам-ферментам химические реакции в клетке проходят с большой скоростью и при относительно низкой температуре. Если бы не было ферментов, реакции протекали бы так медленно, что их результат вряд ли бы имел значение.

Ферменты, как правило, называют, добавляя окончание *-аза* к корню названия субстрата. Например, амилаза катализирует гидролиз амилозы (крахмала). Сейчас известно около 2000 различных ферментов, и каждый из них способен катализировать определенную химическую реакцию. Механизм действия ферментов в биологических реакциях будет описан в гл. 5.

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

Нуклеиновые кислоты — это сложные молекулы, полимеры нуклеотидов; каждый нуклеотид состоит из трех субъединиц: фосфатной группы, пятиуглеродного сахара (пентозы) и азотистого основания, названного так потому, что в его состав наряду с углеродом входит азот.

Существуют два типа нуклеиновых кислот — ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота). ДНК — это молекула, хранящая генетическую информацию. РНК служит переносчиком этой информации.

ДНК через РНК «диктует» белкам их структуру, а значит, и «руководит» всей деятельностью клетки.

Нуклеотиды содержат азотистые основания двух типов: *пиримидины*, имеющие одно кольцо, и *пурины*, имеющие два кольца (рис. 3-19). Три пиримидина, входящие в состав нуклеотидов, — это тимин, цитозин и урацил. ДНК содержат тимин и цитозин, РНК — цитозин и урацил. Два пурина в нуклеотидах — это аденин и гуанин. И РНК, и ДНК содержат эти пурины. В состав молекул ДНК и РНК входят два сахара: в ДНК — дезоксирибоза, в РНК — рибоза. «Дезокси» означает «минус один кислород», и только в этом, как показано на рис. 3-19, заключается различие между двумя пентозами.

Взаимодействие РНК и ДНК, их структура, функции и история открытия изложены в гл. 8.

ДРУГИЕ ПРОИЗВОДНЫЕ НУКЛЕОТИДОВ

Нуклеотиды и их производные выполняют в клетке разнообразные функции. Особенно большое значение имеют АТФ (аденозинтрифосфат, см. рис. 5-10) и АДФ (аденозиндифосфат). Почти всегда энергетические процессы в клетке связаны с переносом фосфатных групп, в котором АТФ и АДФ играют основную роль. Участие этих молекул в энергетическом обмене обсуждается в гл. 5.

Нуклеотиды являются важными составными частями ряда других молекул, принимающих участие в переносе энергии. К таким соединениям относится NAD (никотинамидадениндинуклеотид), который содержит нуклеотид аденин и фосфат (см. рис. 5-8). Широкое использование связи пурин-сахар-фосфат в транспорте энергии может быть связано с тем, что образуемые с ее помощью крупные заряженные молекулы не проходят сквозь мембраны и поэтому не могут «ускользнуть» из клеток и ограниченных мембранами оргanelл или, наоборот, «проскользнуть» в них.

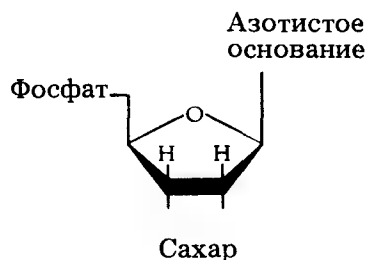
ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Живая материя построена лишь из небольшого числа элементов, встречающихся в природе. Ее основную массу составляет вода, остальное приходится главным образом на органические соединения — углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты.

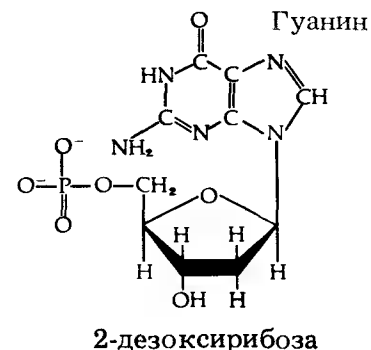
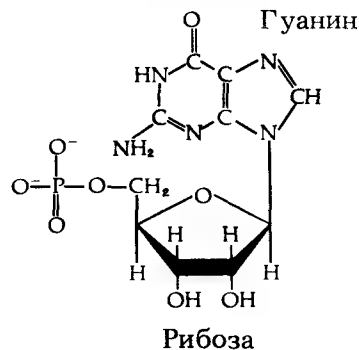
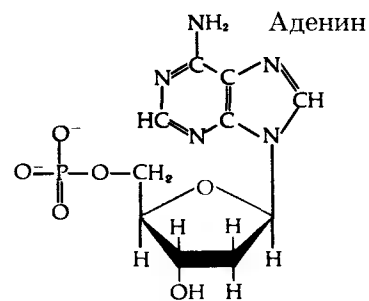
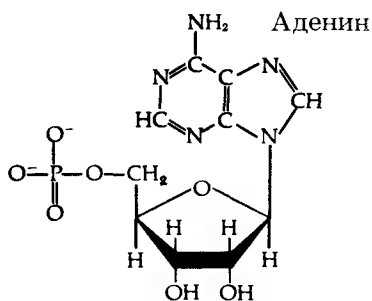
Углеводы служат первичным источником энергии для живых систем и являются важнейшими структурными элементами клеток. Самые простые углеводы — моносахариды, такие, как глюкоза и фруктоза. Моносахариды могут соединяться, образуя дисахариды, например сахарозу, и полисахариды (представляющие собой цепи из многих моносахаридных единиц) — крахмал и целлюлозу. Дисахариды и полисахариды можно расщепить на исходные мономеры с помощью гидролиза.

Липиды также являются источником энергии и структурным материалом клеток. Соединения этой группы — жиры, кутины, суберин, воска и фосфолипиды, — как правило, не растворяются в воде.

Белки — очень крупные молекулы, построенные из длинных цепей аминокислот, называемых полипептидами. В состав белков входит всего 20 аминокислот, которых тем не менее достаточно для образования огромного числа белковых молекул. Основные уровни организации белка: (1) первичная структура, или линейная последовательность аминокислот; (2) вторичная структура, или способ свертывания полипептидной цепи; (3) третичная структура, или способ



Содержащие пурин



Содержащие пиримидин

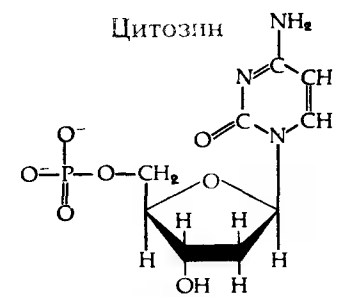
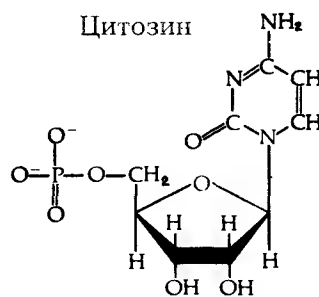
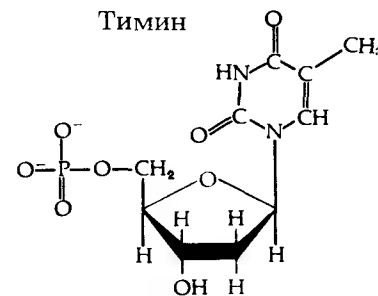
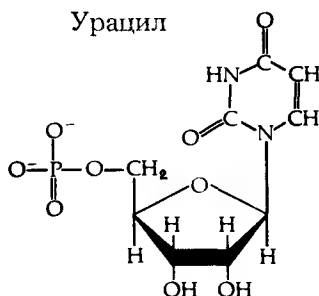


Рис. 3-19. Строительные блоки РНК и ДНК. Каждый строительный блок — нуклеотид — содержит фосфатную группу, сахар и азотистое основание (пурин или пиримидин).

В состав двух типов нуклеиновых кислот входят одинаковые пурины, однако пиримидины различаются: ДНК содержит тимин, а РНК — урацил. Кроме того, в РНК входит рибоза, а в ДНК — дезоксирибоза. Как показано в гл. 8, биологические роли двух нуклеиновых кислот совершенно различны

укладки свернутой цепи в глобулярную структуру; (4) четвертичная структура, или форма объединения в пространстве двух или большего числа полипептидных цепей.

Ферменты — это глобулярные белки, работающие как катализаторы химических реакций. С помощью ферментов

клетки способны увеличивать скорость химических реакций при относительно низких температурах.

Нуклеиновые кислоты построены из нуклеотидов, соединенных в длинные цепи. Каждый нуклеотид состоит из трех субъединиц: азотистого основания, пятиуглеродного сахара

и фосфатной группы. Нуклеотиды, в состав которых входит сахар дезоксирибоза, образуют ДНК, нуклеотиды, содержащие сахар рибозу, — РНК.

Два производных нуклеотидов — АТР и АДФ — обычно участвуют в процессах переноса энергии.

ПРИЛОЖЕНИЕ

РАДИОУГЛЕРОДНЫЙ АНАЛИЗ

Все органические вещества содержат углерод, который ранее существовал в форме двуокиси углерода и попал в живые организмы в результате фотосинтеза. Большинство атомов углерода (в том числе и в CO_2) имеют атомную массу 12 (^{12}C), но определенная часть атомов представляет собой радиоактивный изотоп углерода ^{14}C , который образуется в космическом пространстве и существует в малых количествах в виде тяжелой двуокиси углерода. Растительные клетки используют двуокись углерода для синтеза глюкозы и

других органических молекул, поглощая $^{14}\text{CO}_2$ почти так же легко, как $^{12}\text{CO}_2$. Все животные прямо или косвенно зависят в своем питании от растений, поэтому определенная часть атомов углерода в тканях всех живых существ представлена радиоактивным углеродом ^{14}C . С гибелью живого существа поступление углерода естественно прекращается и соотношение между радиоактивным и нерадиоактивным углеродом изменяется: ^{14}C медленно распадается, а ^{12}C остается. Период полураспада составляет 5730 лет, и поэтому ископаемое такого возраста должно содержать ровно половину ^{14}C , содержавшегося в живом организме. Ископаемые остатки или предметы, изготовленные человеком из древесины или какого-либо другого материала органического происхождения, могут быть датированы совершенно точно измерением отношения $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$. Радиоуглеродный анализ особенно успешно применяется при исследовании археологических находок. Метод основывается на предположении, что соотношение ^{14}C и ^{12}C в атмосфере Земли оставалось постоянным на протяжении исследуемого периода. Атмосферные ядерные испытания сделали невозможным для будущих археологов радиоуглеродное датирование.

Глава 4

Движение веществ в клетки и из клеток

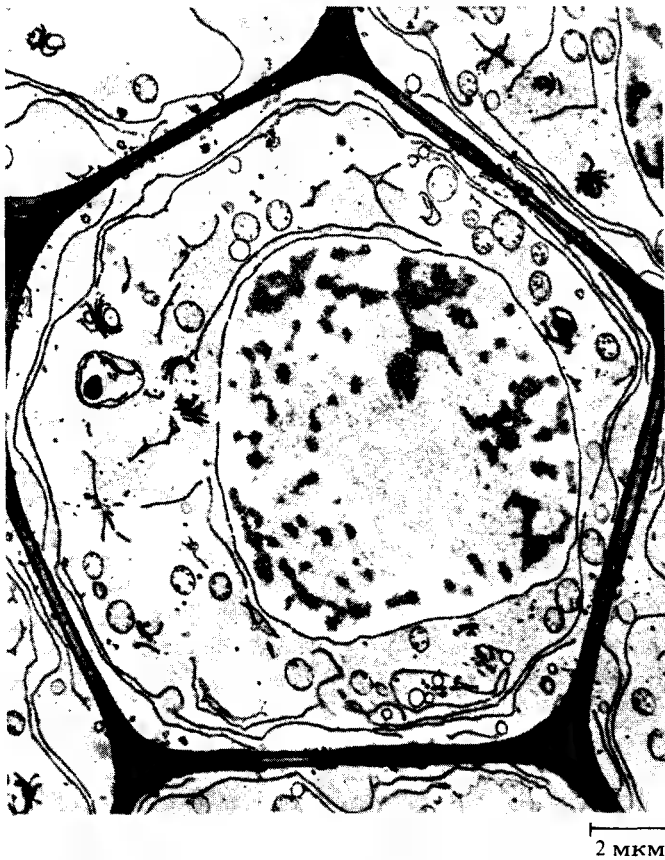


Рис. 4-1. Электронная микрофотография клетки кончика корня кукурузы (*Zea mays*). Клетка зафиксирована перманганатом калия, который избирательно связывается с биологическими мембранами, и поэтому на микрофотографии хорошо видны эндоплазматический ретикулум, диктиосомы и наружные мембраны органелл. Эти мембраны регулируют обмен веществ клетки с окружающей средой и контролируют передвижение веществ из одной части клетки в другую

Все клетки отделены от окружающей среды плазматической мембраной. Пространство эукариотических клеток, кроме того, разделено целой системой внутренних мембран, к которым относятся эндоплазматический ретикулум, диктиосомы и наружные мембраны органелл (рис. 4-1). Клеточные мембраны нельзя назвать непроницаемыми барьерами, поскольку клетки способны регулировать количество и тип проходящих через мембраны веществ, а часто и направление движения. Это свойство необходимо живым клеткам, поскольку немногие метаболические процессы протекали бы с нужной скоростью, если бы зависели от концентрации веществ, находящихся вне клетки. Действительно, одним из критериев, характеризующих живую систему, может служить разница в концентрации различных веществ в живой системе и в окружающей среде.

Регуляция обмена веществ через мембраны зависит от физических и химических свойств мембран и идущих через них ионов или молекул. Вода — основное вещество, поступающее в клетки и выходящее из них.

ЗАКОНЫ ДВИЖЕНИЯ ВОДЫ

Движение воды как в живых системах, так и в неживой природе подчиняется законам объемного потока, диффузии и осмоса.

Объемный поток

Объемный поток — это общее движение воды (или другой жидкости), которое происходит благодаря разнице в потенциальной энергии воды, обычно называемой *водным потенциалом*.

Простой пример воды, обладающей потенциальной энергией, — это вода за плотиной или на вершине водопада. Когда вода устремляется вниз, ее потенциальная энергия может перейти в механическую энергию водяного колеса или в механическую, а затем и в электрическую энергию гидротурбины (рис. 4-2).

Другой источник водного потенциала — давление. Если поместить воду в резиновую грушу и сдавить ее, то вода, подобно находящейся на вершине водопада, будет иметь водный потенциал и перемещаться в то место, где он ниже.

Можно ли с помощью давления заставить подниматься вверх воду, текущую вниз? Да, можно, но только до тех пор, пока водный потенциал, создаваемый давлением, превышает водный потенциал, создаваемый силой тяжести. *Вода перемещается из области более высокого водного потенциала в область более низкого независимо от причины, создающей это различие.*

Концепция водного потенциала позволяет физиологам предсказать путь движения воды в различных условиях. Водный потенциал определяют как давление, необходимое для остановки движения воды (то есть гидростатическое давление) в определенных условиях. Давление измеряют в барах¹⁾. Бар — это единица давления, равная среднему давлению воздуха на уровне моря.)

Диффузия

Диффузия — всем знакомое явление. Если несколько капель духов разбрызгать в одном углу комнаты, запах постепенно заполнит всю комнату, даже если воздух в ней неподвижен. Если несколько капель краски поместить в одном участке сосуда, наполненного водой, то краска постепенно распространится по всему сосуду. Этот процесс может занять день и более в зависимости от размеров сосуда, температуры и величины молекул краски.

Почему перемещаются молекулы краски? Если бы вы могли наблюдать за отдельными молекулами краски в сосуде (рис. 4-3), вы увидели бы, что их движение хаотично. Наблюдение за скоростью или направлением движения одной молекулы не дает представления о том, как располагаются молекулы относительно друг друга. Так как же попадают молекулы из одной части сосуда в другую? Представьте себе тонкий вертикальный срез сосуда. Молекулы краски будут входить в этот срез и выходить из него, некоторые движутся в одном направлении, другие — в противоположном. Однако можно было бы заметить, что больше молекул поступает с той стороны, где их концентрация выше. Почему? Да просто потому, что их там больше. Поскольку в нашем случае молекул краски больше слева, то больше их будет случайно перемещаться вправо, несмотря на равную вероятность движения любой молекулы направо и налево. Следовательно, результирующее (нетто-) движение молекул краски будет происходить слева направо. Точно так же, если бы мы могли видеть движение отдельных молекул воды в сосуде, мы бы зарегистрировали их нетто-движение справа налево.

Что произойдет, когда все молекулы распределятся по сосуду равномерно? Равномерное распределение не повлияет на поведение отдельных молекул — они будут двигаться так же хаотично. Но теперь с одной стороны сосуда будет столько же молекул краски и воды, сколько с другой, и поэтому не будет определенного направления движения. Однако индивидуальное тепловое движение молекул, если не изменилась температура, останется прежним.

Движение веществ из области с более высокой концентрацией в область с более низкой называют движением по градиенту. Диффузия всегда происходит *по градиенту*. Движение вещества в противоположном направлении — в область с более высокой концентрацией его молекул — это движение *против градиента*, которое аналогично подъему в гору. Чем круче градиент, тем быстрее результирующий поток. К тому же диффузия происходит быстрее в газах, чем



Рис. 4-2. Вода, находящаяся на вершине водопада, обладает потенциальной энергией. При падении воды ее потенциальная энергия переходит в кинетическую, которая может быть превращена в механическую и способна совершить работу

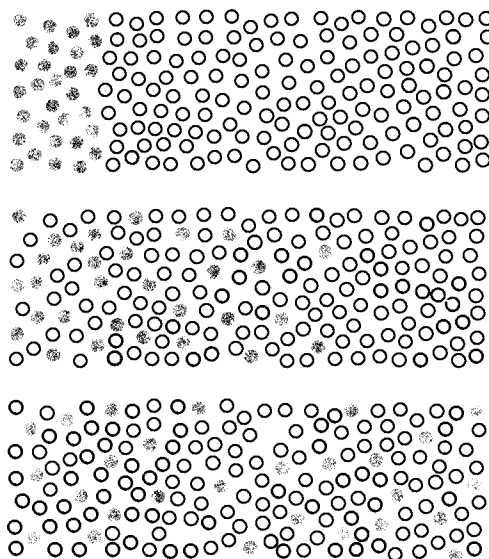


Рис. 4-3. Схема процесса диффузии. Диффузия — следствие хаотичного движения отдельных молекул, которое в результате приводит к их перемещению из области с более высокой концентрацией в область с более низкой. Обратите внимание, что в то время как одни молекулы (показаны в цвете) диффундируют вправо, другие — в противоположном направлении. В конце концов молекулы обоих типов распределятся равномерно. Понятно ли вам, почему результирующее движение молекул будет ослабевать по мере достижения равновесия (равномерного распределения)?

¹⁾ В системе СИ единица давления — паскаль (Па). — Прим. ред.

в жидкостях, и при высокой температуре быстрее, чем при низкой. Вы можете объяснить почему?

Обратите внимание, что в нашем воображаемом сосуде имеются два градиента. По одному из них движутся молекулы краски, по другому градиенту, им навстречу, движутся молекулы воды. В обоих случаях движение идет по градиенту. Когда молекулы распределяются равномерно, т. е. когда исчезают градиенты, молекулы продолжают двигаться, но нетто-движение в обоих направлениях прекращается. Другими словами, чистый (нетто-) транспорт молекул равен нулю. Можно сказать, что система находится в состоянии *динамического равновесия*.

Концепция водного потенциала помогает понять процесс диффузии. Высокая концентрация растворенного вещества в одной области, например в одном углу сосуда, означает здесь низкую концентрацию воды и, следовательно, низкий водный потенциал. Если давление повсюду одинаково, то молекулы воды, двигаясь по градиенту, перемещаются из области высокого водного потенциала в область низкого. Участок сосуда с чистой водой имеет более высокий водный потенциал, чем участок, содержащий воду и растворенное вещество. Когда достигается динамическое равновесие, водный потенциал выравнивается во всех участках сосуда.

Укажем обязательные признаки диффузии: (1) каждая молекула движется независимо от других, (2) эти движения хаотичны. В результате диффузии диффундирующее вещество в конечном счете распределяется равномерно. Кратко *диффузию можно определить как распространение веществ в результате движения их ионов или молекул, которые стремятся выровнять свою концентрацию в системе*.

Клетки и диффузия

Диффузия — процесс медленный. Она эффективна на очень коротких расстояниях, только при большом градиенте концентрации и в сравнительно малых объемах. Например, быстрое распространение запаха в воздухе происходит главным образом не в результате диффузии, а благодаря циркуляции воздуха. Точно так же во многих клетках транспорт веществ ускоряется за счет токов цитоплазмы. Диффузия может быть ускорена и в результате метаболической активности. Например, в нефотосинтезирующей клетке кислород используется, как правило, по мере поступления, и вследствие этого концентрация кислорода выше в окружающей среде. Двуокись углерода продуцируется клеткой, поэтому ее концентрация выше в клетке.

Обычно вещества синтезируются в одном участке клетки, а потребляются в другом. В результате устанавливается концентрационный градиент и вещества могут диффундировать по градиенту из места образования к месту потребления.

Органические молекулы, как правило, полярны (гидрофильны) и поэтому не могут свободно диффундировать через липидный барьер клеточных мембран. Однако двуокись углерода и кислород, растворимые в липидах, проходят через мембраны свободно. В обе стороны свободно проходит и вода. Поскольку вода нерастворима в липидах, биологи предположили, что в мембране имеются поры, по которым движутся вода и некоторые мелкие ионы.

Осмоз

Пропуская воду, клеточные мембраны в то же время не пропускают большинство растворенных в ней веществ. Такие мембраны называют *избирательно проницаемыми*, или *полупроницаемыми*, а диффузию воды через эти мембраны — *осмосом*. Осмос вызывает передвижение воды из раствора, имеющего высокий водный потенциал, в раствор с низким водным потенциалом. В отсутствие других факторов, влияющих на водный потенциал (таких, как давление), перемещение или диффузия воды при осмосе будет происходить из области низкой концентрации растворенного вещества (и высокой концентрации воды) в область высокой концентрации растворенного вещества (и низкой концентрации воды). Присутствие растворенного вещества снижает водный потенциал, создавая градиент движения воды.

Как показано на рис. 4-4, если вода отделена от раствора полупроницаемой мембраной, то она проходит через мембрану и поднимает раствор в трубке до установления равновесия, т. е. до выравнивания водного потенциала с обеих сторон мембраны. Если в верхней части трубки приложить достаточное давление, то поступление в нее воды можно предотвратить. Давление, которое следует приложить к раствору, чтобы остановить поступление воды, называется *осмотическим давлением*. (Ботаники, изучающие водный режим растений, все чаще вместо термина «осмотическое давление» употребляют эквивалентный — «осмотический потенциал». Следует только помнить, что осмотический потенциал отрицателен.) Понятие «осмотическое давление» используют, чтобы подчеркнуть уменьшение водного потенциала, вызванное присутствием растворенных веществ. Повышение концентрации растворенного вещества увеличивает осмотическое давление и уменьшает водный потенциал раствора.

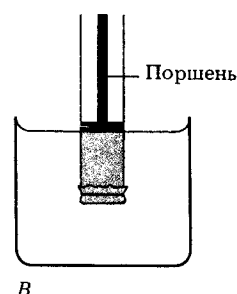
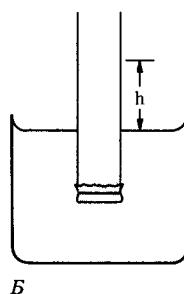
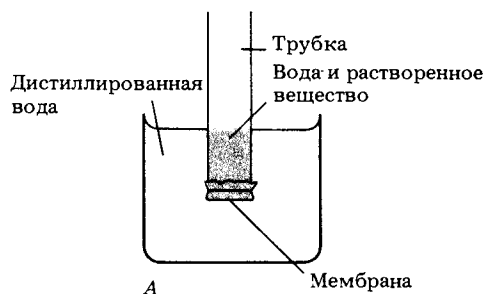


Рис. 4-4. Осмос и осмотическое давление. А. В трубке находится раствор, в стакане — дистиллированная вода. Б. Полупроницаемая мембрана пропускает воду, но не пропускает растворенное вещество. Поступление воды в трубку

заставляет раствор подниматься до тех пор, пока осмотическое давление, создаваемое движением воды в область более низкой ее концентрации, не уравновесится высотой (h) и плотностью столба раствора. В. Сила, которую

следует приложить к поршню, чтобы предотвратить подъем раствора в трубке, служит мерой осмотического давления. Она пропорциональна высоте и плотности раствора в трубке

Движение воды определяет не природа растворенного в ней вещества, а его количество — число частиц (молекул или ионов), содержащихся в воде. Словом *изотонический* обозначают растворы, имеющие равное число растворенных частиц и потому развивающие одинаковое осмотическое давление. Вода не проходит через мембрану, разделяющую два изотонических раствора, если, конечно, с одной из сторон мембраны не будет приложено физическое давление. При сравнении растворов разной концентрации раствор, содержащий меньше растворенного вещества и поэтому развивающий меньшее осмотическое давление, называется *гипотоническим*, а раствор, в котором растворенного вещества больше и который развивает большее осмотическое давление, называется *гипертоническим*. (Отметим, что *изо-* означает «такой же», *гипер-* — больше, в данном случае — больше молекул растворенного вещества; *гипо-* — меньше, в данном случае — меньше молекул растворенного вещества.)

Поскольку растворенные вещества уменьшают водный потенциал, гипотонический раствор имеет более высокий водный потенциал, чем гипертонический. *При осмосе молекулы воды поступают через полупроницаемую мембрану в гипертонический раствор до тех пор, пока водный потенциал с обеих сторон мембраны не станет одинаковым.*

Осмоз и живые организмы

Движение воды через плазматическую мембрану из гипотонического раствора в гипертонический создает немалые проблемы для живых организмов, особенно обитающих в водной среде. Сложность проблем зависит от того, гипотоничен, изотоничен или гипертоничен организм по отношению к окружающей среде. Многие одноклеточные организмы, живущие в соленой воде, как правило, изотоничны среде обитания, что и решает проблему. (Аналогично клетки высших животных изотоничны окружающей их крови и лимфе.)

Многие типы клеток окружены гипотонической средой. У некоторых пресноводных одноклеточных организмов, например *Euglena*, содержимое клетки гипертонично по

отношению к окружающей воде. Следовательно, вода стремится внутрь клетки. Если в клетку поступит избыток воды, она может разбавить клеточное содержимое и даже разорвать плазматическую мембрану. Избыток воды удаляется с помощью сократительной вакуоли, которая собирает воду из всех частей клетки и выкачивает ее наружу, ритмично сокращаясь.

Тургор

Если растительную клетку помещают в гипотонический раствор, то протопласт увеличивается в объеме, плазматическая мембрана растягивается и возрастает давление на клеточную оболочку. Клетка, однако, не разрывается, поскольку ограничивающая ее клеточная оболочка достаточно прочна.

В вакуолях растительных клеток, как правило, содержатся крепкие растворы солей, сахара, органические кислоты и аминокислоты. В результате этого клетки растений постоянно осмотически поглощают воду и создают внутреннее гидростатическое давление. Это давление, направленное на клеточную оболочку, делает клетку упругой, или *тургесцентной*. Поэтому гидростатическое давление в растительных клетках обычно называют тургорным давлением. *Тургорное давление можно определить как давление, которое развивается в растительной клетке в результате осмоса и (или) имбибиции* (см. Приложение). Тургорному давлению противостоит равное ему по величине механическое давление клеточной оболочки, направленное внутрь клетки. Оно называется *давлением клеточной оболочки*.

Тургор особенно важен для поддержания неодревесневших частей растения. Как было показано в гл. 2, рост растительной клетки в значительной степени определяется поступлением воды, поскольку основное увеличение размера клетки происходит за счет увеличения вакуоли. Гормон ауксин, по-видимому, способствует поступлению воды, ослабляя клеточную оболочку и уменьшая этим ее сопротивление тургорному давлению.

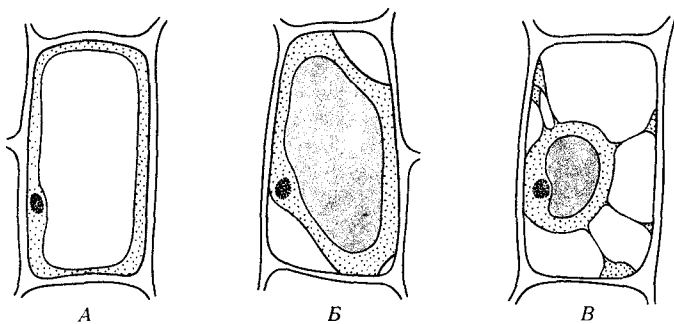


Рис. 4-5. Плазмолиз в эпидермальной клетке листа. А. В нормальных условиях протоплазма заполняет пространство, ограниченное клеточной оболочкой. Б. Если клетку поместить в концентрированный раствор сахарозы, вода начинает выходить из клетки в гипертоническую среду, а плазматическая мембрана сокращаться. В. Перенесенная в более концентрированный раствор сахарозы, клетка теряет больше воды, и ее протопласт сжимается сильнее



Рис. 4-6. Клетки листа элодеи. А. Тургесцентные клетки. Б. Клетки, помещенные в концентрированный раствор сахарозы. Виден плазмолиз

Большинство тургесцентных растительных клеток существуют в гипотонической среде. Если, однако, тургесцентную клетку поместить в гипертонический раствор, то вода в результате осмоса начнет выходить из клетки, вакуоль и протопласт сожмутся, что приведет к отделению плазматической мембраны от клеточной оболочки — *плазмолизу* (рис. 4-5). Этот процесс обратим, если клетку перенести в чистую воду. На рис. 4-6 показаны клетки листа элодеи до и после плазмолиза. Хотя плазматическая мембрана и тонопласт (мембрана, ограничивающая вакуоль), за немногими исключениями, проницаемы только для воды, клеточные оболочки свободно пропускают и растворенные вещества, и воду. Потеря тургора растительными клетками может привести к *увяданию*, опусканию листьев и стеблей.

СТРУКТУРА КЛЕТОЧНЫХ МЕМБРАН

В настоящее время наибольшим признанием пользуется *жидкостно-мозаичная модель* мембраны, согласно которой мембрана состоит из *бислоя липидов*, в который погружены глобулярные белки (рис. 4-7). Эти белки, называемые *интегральными*, часто выступают из бислоя с одной или обеих сторон мембраны. Участок белковой молекулы, погруженный в бислой, является гидрофобным, участок вне его — гидрофильным. Возможно, но не доказано, что некоторые интегральные белки пронизаны гидрофильными каналами. Такую структуру имеют все мембраны клетки, в том числе плазматическая и внутренние мембраны.

Две поверхности мембраны различаются по химическому составу. Например, два основных типа липидов плазматической мембраны растительных клеток — фосфолипиды (более распространенные) и стеролы — в двух половинах бислоя находятся в разных концентрациях. Более того, интегральные белки ориентированы внутри бислоя определенным образом и участки их молекул, выступающие за пределы бислоя в разные стороны, различаются по аминокислотному составу и третичной структуре. На внутренней поверхности мембраны к интегральным белкам прикрепляются дополни-

тельные, так называемые *периферические белки*, на внешней — короткоцепочечные углеводы. Считается, что углеводы на внешней поверхности мембраны некоторых эукариотических клеток играют важную роль во взаимодействии между клетками и в модификации их поверхности.

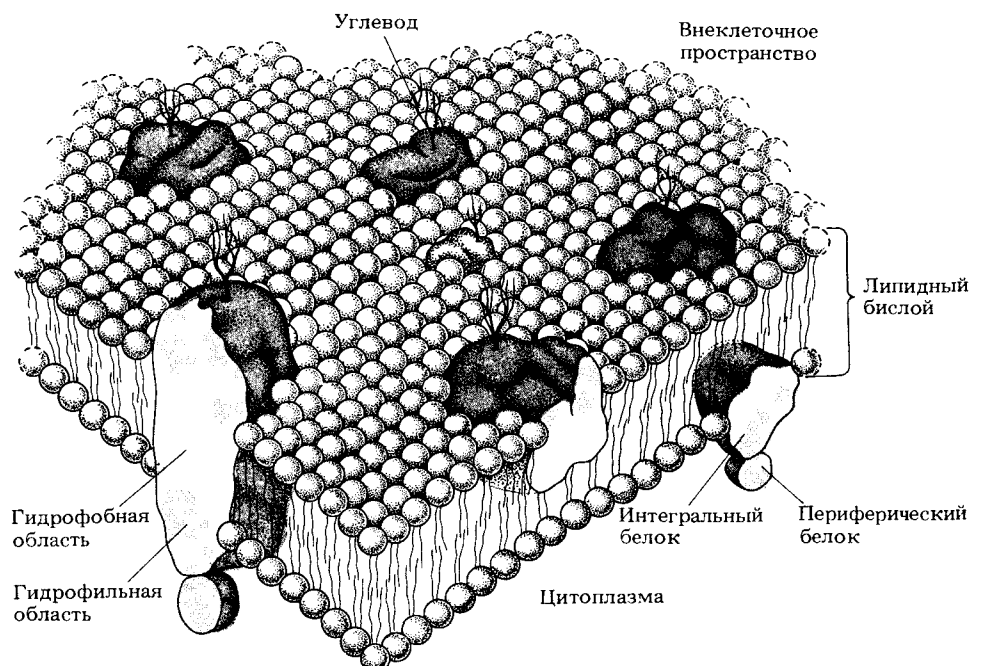
В то время как липидный бислой определяет основную структуру клеточных мембран, за большую часть мембранных функций ответственны белки. Большинство мембран состоит на 40—50% (по массе) из липидов и на 50—60% из белков, причем количество и тип мембранных белков отражают ее функцию. Некоторые являются ферментами, которые регулируют связанные с мембранами реакции, другие — переносчиками, участвующими в транспорте специфических молекул внутрь клетки или из нее, третьи служат рецепторами для получения и преобразования химических сигналов из окружающей среды. Несмотря на то что некоторые интегральные белки, по-видимому, «заякорены» и остаются на одном месте, липидный бислой весьма подвижен. Некоторые белки более или менее свободно плавают в нем и так же, как молекулы липидов, могут латерально перемещаться, образуя различные ансамбли, или мозаики, структура которых постоянно меняется.

ТРАНСПОРТ ЧЕРЕЗ МЕМБРАНЫ

Молекулы проходят через мембраны благодаря трем различным процессам: простой *диффузии*, *облегченной диффузии* и *активному транспорту*. Неполарные (гидрофобные) вещества, в том числе O_2 , растворимые в липидах, обычно проникают через мембрану путем простой диффузии. (Наблюдение, что гидрофобные молекулы легко диффундируют через плазматические мембраны, послужило первым доказательством липидной природы мембраны.)

Воду и другие полярные (гидрофильные) молекулы липидный бислой мембраны, казалось бы, пропускать не должен, однако гидрофильные молекулы и ионы через него проходят. Как же это осуществляется? В случае воды и некоторых других полярных молекул, таких, как CO_2 , диффузия

Рис. 4-7. Жидкостно-мозаичная модель мембраны. Мембрана состоит из бислоя (двойного слоя) липидных молекул с гидрофобными хвостами, обращенными внутрь, и крупных белковых молекул. Белки, погруженные в бислой, называют интегральными. С внутренней поверхности мембраны к некоторым интегральным белкам прикрепляются так называемые периферические белки. Часть белковой молекулы, погруженная в липидный бислой, является гидрофобной, часть, выступающая из него, — гидрофильной. Короткие углеводные цепи присоединены к белкам внешней стороны плазматической мембраны. В целом структура жидкая, и считается, что белки плавают в липидном «море»



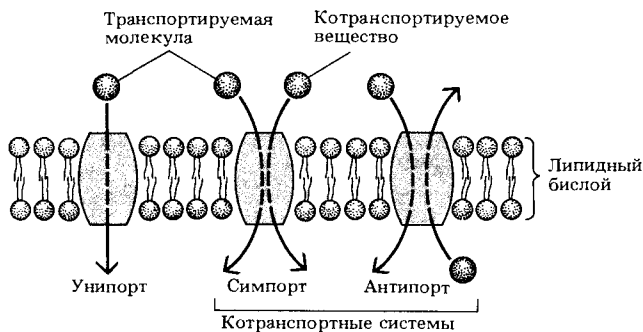


Рис. 4-8. Схема функционирования транспортных белков. Унипорт — простой перенос какого-либо растворенного вещества через мембрану. В котранспортных системах перенос одного вещества зависит от одновременного или последовательного переноса другого вещества либо в том же направлении (симпорт), либо в противоположном (антипорт)

через мембрану возможна отчасти потому, что эти молекулы малы и незаряжены.

Диффузия неполярных или мелких незаряженных молекул через мембрану представляет собой пример *пассивного транспорта*. Его направление определяется только разностью концентраций вещества по обеим сторонам мембраны (*градиентом концентрации*). Однако если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет как градиент концентрации, так и общий электрический градиент поперек мембраны (мембранный потенциал). Оба градиента вместе составляют *электрохимический градиент*. В растительных клетках обычно существуют электрические градиенты через плазматическую мембрану и тонопласт. Основное вещество заряжено отрицательно как по отношению к водной среде, окружающей клетки, так и по отношению к содержимому (клеточному соку) вакуоли.

Большинство веществ, необходимых клеткам, полярно и переносятся через мембрану с помощью погруженных в нее *транспортных белков* (белков-переносчиков). Некоторые транспортные белки переносят одно растворенное вещество через мембрану (*унипорт*). Другие функционируют как *котранспортные системы*, в которых перенос одного растворенного вещества зависит от одновременного или последовательного переноса второго вещества. Второе вещество

может транспортироваться в том же направлении (*симпорт*) либо в противоположном (*антипорт*) (рис. 4-8). Все транспортные белки, по-видимому, образуют непрерывный белковый проход через мембрану, поэтому вещества, которые они переносят, непосредственно не контактируют с гидрофобной внутренней частью липидного бислоя.

Различают две основные формы транспорта с помощью переносчиков: *облегченную диффузию* и *активный транспорт*. *Облегченная диффузия* обусловлена градиентом концентрации, и молекулы движутся соответственно этому градиенту. Ни простая, ни облегченная диффузия (две разновидности пассивного транспорта) не способны идти против градиента концентрации (рис. 4-9) или электрохимического градиента. Перенос растворенных веществ против градиента концентрации или электрохимического градиента требует энергии и называется *активным транспортом* (рис. 4-10). В клетках растений и грибов активный транспорт осуществляется с помощью протонного насоса, использующего энергию АТФ, который расщепляется H^+ -АТФазой, локализованной в мембране. Фермент генерирует большой электрический потенциал и градиент рН, что создает движущую силу для поглощения веществ, котранспортируемых с H^+ .

Транспорт, в котором участвуют переносчики, будь то облегченная диффузия или активный транспорт, высокоизбирателен. Транспортный белок может взаимодействовать с какой-нибудь одной молекулой и не воспринимать другую, почти идентичную первой. Транспортный белок не претерпевает изменений в процессе транспорта. В этом отношении транспортные белки похожи на ферменты. Чтобы подчеркнуть эту особенность, они были названы *пермеазами*. Однако в отличие от ферментов транспортные белки обычно не вызывают химических изменений веществ, с которыми они временно связываются.

Натриево-калиевый насос

Одной из важнейших и наиболее изученных систем активного транспорта в клетках животных является натриево-калиевый насос. (Насосами обычно называют механизмы, осуществляющие активный транспорт.) Большинство клеток животных поддерживает разные градиенты концентрации ионов натрия (Na^+) и калия (K^+) поперек плазматической мембраны: внутри клетки сохраняется низкая концентрация Na^+ и высокая концентрация K^+ . Градиент Na^+ используется клетками животных (как и градиент H^+ клетками растений и грибов) для поглощения котранспортируемых с

Рис. 4-9. Схема пассивного транспорта по электрохимическому градиенту и активного транспорта против электрохимического градиента. Простая диффузия и облегченная диффузия — пассивные процессы, в то время как для активного транспорта требуется энергия

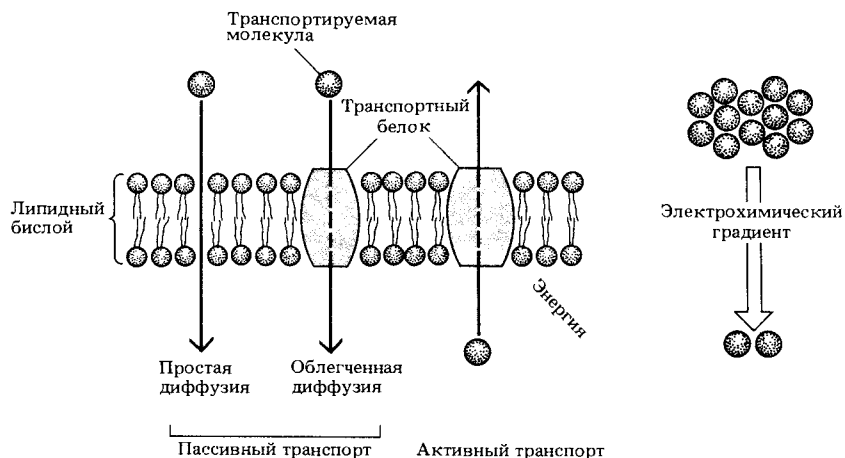
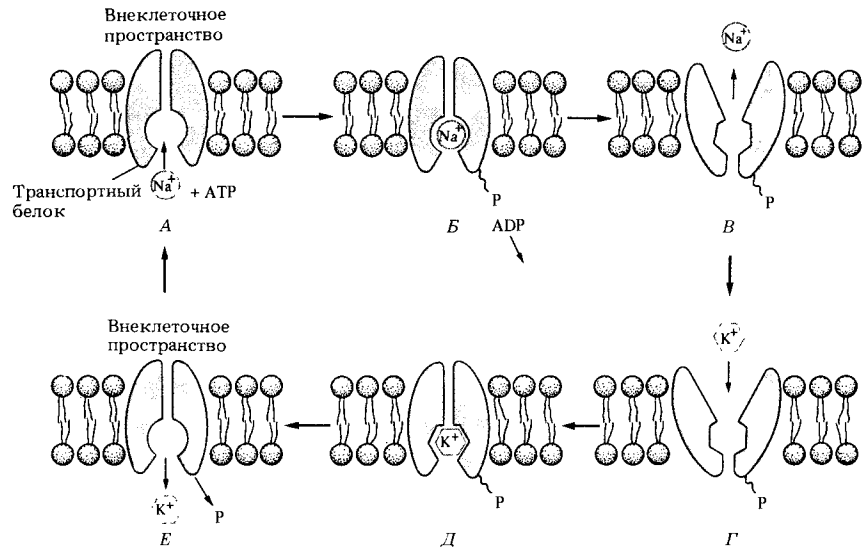


Рис. 4-10. Модель работы натриево-калиевого насоса. А. Ион Na^+ в цитоплазме соединяется с молекулой транспортного белка. Б. Реакция с участием АТФ, в результате которой фосфатная группа (Р) присоединяется к белку, а АДФ (аденозиндифосфат) высвобождается. В. Фосфорилирование индуцирует изменение конформации белка, что приводит к высвобождению Na^+ за пределы клетки. Г. Ион K^+ во внеклеточном пространстве связывается с транспортным белком (Д), который в этой форме более приспособлен для соединения с K^+ , чем с Na^+ . Е. Фосфатная группа отщепляется от белка, вызывая восстановление первоначальной формы, а ион K^+ высвобождается в цитоплазму. Транспортный белок теперь готов к выносу другого иона Na^+ из клетки



Na^+ веществ. Энергия, необходимая для работы натриево-калиевого насоса, поставляется молекулами АТФ, образующимися при дыхании. О значении этой системы для всего организма свидетельствует тот факт, что у находящегося в покое животного более трети АТФ затрачивается на обеспечение работы натриево-калиевого насоса.

Транспорт Na^+ и K^+ осуществляется специальным белком, который, по мнению некоторых исследователей, существует в двух альтернативных формах. Одна из них имеет полость, открытую внутрь клетки, в которую может войти ион Na^+ . Другая имеет полость, открытую наружу, в нее входит ион K^+ . Как показано на рис. 4-10, вначале ион Na^+ связывается с транспортным белком. Затем АТФ расщепляется с образованием АДФ, а освободившийся фосфат присоединяется к белку (белок фосфорилируется). Это вызывает изменение конформации (формы) белка, и Na^+ переносится на внешнюю сторону мембраны и высвобождается. Затем транспортный белок захватывает ион K^+ , что ведет к дефосфорилированию белка, возвращению его к первоначальной конформации и высвобождению иона K^+ внутри клетки. Этот процесс генерирует градиент Na^+ и K^+ поперек мембраны.

Протонный насос растений и грибов сходен с натриевым насосом животных. Растительный белок фосфорилируется в цепи реакций, похожей на описанную выше. Несмотря на сходство в химической структуре и механизме работы фермента, эти два насоса используют разные катионы: H^+ — у растений и грибов, Na^+ — у животных.

ЭНДОЦИТОЗ И ЭКЗОЦИТОЗ

При **эндоцитозе** вещества попадают в клетку в результате инвагинации (впячивания) плазматической мембраны. Образующиеся при этом мешочкоподобные структуры отщепляются от плазматической мембраны и переносятся в цитоплазму вместе с заключенными в них веществами.

Захват плотных частиц, таких, как бактерии, называют **фагоцитозом**, от греческого слова *phagein* — «есть»; многие одноклеточные организмы, например амебы, питаются именно таким способом. Среди организмов, рассматриваемых в этой книге, фагоцитоз характерен для плазмодияльных и клеточных слизевиков (рис. 4-11).

Поглощение растворенных веществ в отличие от плот-

ных частиц иногда обозначают специальным термином **пиноцитоз** (от греческого *pinein* — «пить»), хотя в принципе это тот же фагоцитоз. Пиноцитоз встречается не только у одноклеточных организмов, но и у многоклеточных растений и животных.

Фагоцитоз и пиноцитоз могут происходить в обратном направлении. Многие вещества экспортируются из клеток в пузырьках или специальных вакуолях. Хороший пример — участие пузырьков диктиосом в формировании клеточной оболочки, описанное в гл. 2. Эти пузырьки с заключенными в них компонентами клеточной оболочки движутся к поверхности клетки. Когда они достигают плазматической мембраны, окружающая их мембрана сливается с ней и содержимое пузырьков присоединяется к формирующейся клеточной оболочке. Обратный эндоцитоз называют **экзоцитозом**.

Хотя фагоцитоз и пиноцитоз на первый взгляд отличаются от мембранных транспортных систем, в которых участвуют молекулы-переносчики, они имеют одну и ту же основу. Все три механизма зависят от способности мембраны «узнавать» определенные молекулы.

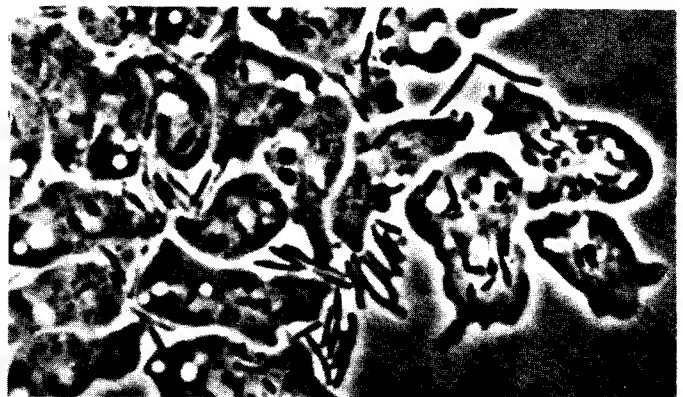


Рис. 4-11. Амебодина питающаяся стадия развития клеточного слизевика *Dictyostelium aureum*. Амебы питаются путем фагоцитоза. Обратите внимание на бактериальные клетки *Escherichia coli* внутри амеб и снаружи

ТРАНСПОРТ ЧЕРЕЗ ПЛАЗМОДЕСМЫ

Как описывалось в гл. 2, клетки растений соединены тонкими тяжами цитоплазмы (плазмодесмами), по которым вещества поступают из клетки в клетку. Для обозначения взаимосвязанных протопластов и их плазмодесм употребляется термин *симпласт*. Движение веществ по плазмодесмам называют *симпластным транспортом*. В отличие от этого движение веществ по непрерывной системе клеточных оболочек, или *апопласту*, окружающему симпласт, называют *апопластным транспортом*.

Плазмодесмы могут обеспечить более эффективный обмен веществ между соседними клетками, чем менее прямой альтернативный путь через плазматическую мембрану, клеточную оболочку и вторую плазматическую мембрану. Считается, что клетки и ткани, удаленные от непосредственных источников питательных веществ, могут снабжаться ими путем простой диффузии или через плазмодесмы. Возможно, некоторые вещества передвигаются по плазмодесмам к ксилеме и флоэме (проводящим тканям сосудистых растений) и обратно. Вещества могут проходить по десмотрубкам, которые соединяются с эндоплазматическим ретикулом соседних клеток, и(или) по каналам, окружающим десмотрубку, при условии, что десмотрубочки и(или) каналы не пережаты и не заблокированы (рис. 4-12).

Доказательства межклеточного транспорта через плазмодесмы были получены в экспериментах с использованием флуоресцентных красителей и регистрацией электрических импульсов. В первых было продемонстрировано, как краситель, с трудом проходящий через плазматическую мембрану, перемещается из клетки, в которую он был введен путем инъекции, в соседние и прилегающие к ним клетки (рис. 4-13). Электрические импульсы, поданные внутрь клетки, регистрируются электродами, введенными в соседние клетки. Величина измеряемого электрического сигнала варьирует в зависимости от плотности расположения плазмодесм, числа и размеров клеток между двумя электродами. Могут ли плазмодесмы как-то регулировать движение веществ из клетки в клетку, до сих пор не выяснено, хотя некоторые исследователи считают, что у некоторых плазмодесм могут быть «клапаны».

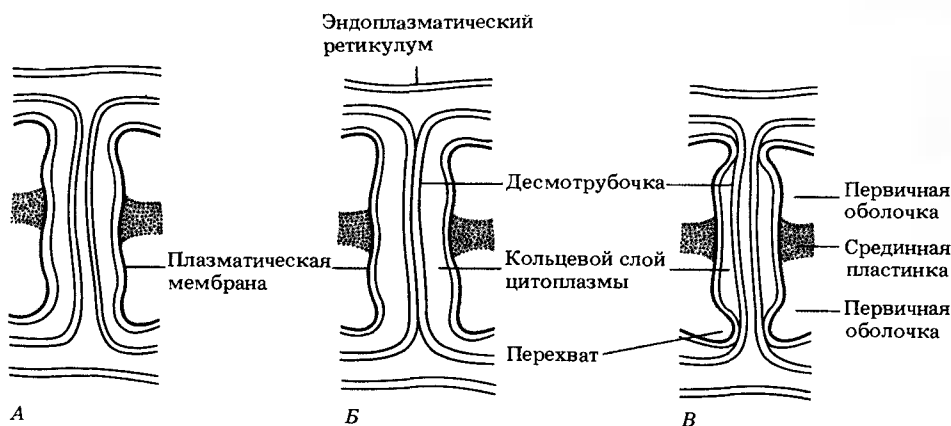


Рис. 4-12. Схема возможных изменений в структуре плазмодесм. А. Десмотрубочка и кольцевой слой цитоплазмы, расположенный между десмотрубочкой и плазматической мембраной, выстила-

ющей канал плазмодесмы, открыты. Б. Кольцевой слой открыт, а десмотрубочка закрыта. В. Десмотрубочка открыта, а кольцевой слой пережат с обоих концов

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Плазматическая мембрана регулирует передвижение веществ в клетку и из клетки, создавая для нее возможность поддерживать свою структурную и функциональную целостность. Эта регуляция зависит от взаимодействия мембраны и веществ, проходящих через нее.

Вода — одно из основных веществ, поступающих в клетки и выходящих из них. Вода движется объемным потоком, а также путем диффузии и осмоса. Направление движения воды определяется водным потенциалом, т. е. вода перемещается из области высокого водного потенциала в область более низкого. Объемный поток — это движение воды, например, по наклонной плоскости или под давлением.

Диффузия определяется хаотичным движением молекул и приводит к нетто-движению по градиенту концентрации. Двуокись углерода и кислород — два главных вещества, которые перемещаются в клетки и из клеток, диффундируя через мембрану. Диффузия наиболее эффективна на малых расстояниях и при крутом градиенте концентрации. Скорость движения веществ внутри клеток увеличивается за счет токов цитоплазмы.

Осмос — это движение воды через мембрану, которая пропускает воду и не пропускает растворенные в ней вещества. Такая мембрана называется полупроницаемой. В отсутствие других сил осмотическое движение воды происходит из области более низкой концентрации растворенного вещества (гипотонической среды с более высоким водным потенциалом) в область более высокой концентрации растворенного вещества (гипертоническую среду с более низким водным потенциалом). Тургор (упругость) растительных клеток — результат осмоса.

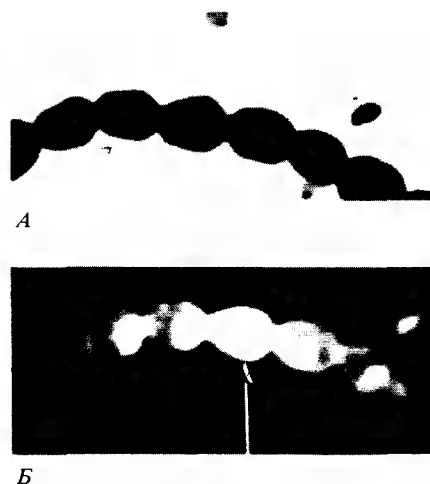


Рис. 4-13. Тычиночные нити *Setcreasea purpurea* до (А) и после (Б) введения в одну из клеток флуоресцентного красителя (динатриевой соли флуоресцеина). После введения красителя в цитоплазму клетки (отмечена стрелкой) он переместился в цитоплазму соседних клеток. Б. Через две минуты после инъекции. Ввиду того что плазматическая мембрана непроницаема для красителя, он движется из клетки в клетку по плазмодесмам, проходящим через оболочки соседних клеток

Согласно жидкостно-мозаичной модели, клеточные мембраны состоят из бислоя липидов, в который погружены глобулярные белки. Некоторые белки действуют как переносчики, транспортируя молекулы через мембрану. Если транспорт с помощью переносчиков идет по градиенту концентрации, его называют облегченной диффузией. Если же транспорт требует энергетических затрат, он называется активным транспортом. С его помощью вещества могут двигаться против градиента концентрации. Одной из наиболее важных систем активного транспорта в животных клетках является натриево-калиевый насос, который поддерживает в цитоплазме низкую концентрацию ионов натрия и высокую концентрацию ионов калия.

Контролируемое движение веществ в клетку и из клетки может происходить с помощью эндоцитоза и экзоцитоза — процессов транспортировки в пузырьках. Эндоцитоз твердых веществ называют фагоцитозом, а растворенных — пиноцитозом.

Обмен веществ между растительными клетками может осуществляться через плазмодесмы — тонкие тяжи цитоплазмы, — связывающие между собой протопласты соседних клеток. Такое движение называют симпластным транспортом.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ИМБИБИЦИЯ

Молекулы воды обладают замечательной способностью к сцеплению, поскольку два их конца имеют различные заряды. Благодаря этой же разнице молекулы воды имеют сродство как к положительно, так и отрицательно заряженной поверхности. Многие крупные биологические молекулы, например целлюлоза, при увлажнении заряжаются и поэтому притягивают молекулы воды. Способность молекул воды к адгезии определяет и другой важный биологический феномен, называемый *имбибицией*.

Имбибиция (от латинского *imbibere* — «впитывать») — это поступление молекул воды в вещества, подобные древесине или желатине, которые в результате этого набухают и увеличиваются в объеме. Давления, развивающиеся вследствие имбибиции, могут быть удивительно велики. Говорят, что камень для древнеегипетских пирамид добывали, забивая деревянные колышки в отверстия скал и затем смачивая их водой. Разбухающая древесина создавала силу, которая разламывала каменную плиту. В живых растениях имбибиция происходит, в частности, в семенах, которые в результате могут увеличиться в объеме во много раз.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D.: Molecular Biology of the Cell, Garland Publishing, Inc., New York, 1983. Имеется перевод: Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. В 5 томах. — М.: Мир, 1986, 1987.

Большая книга, посвященная молекулярной биологии клетки и функциям клеток многоклеточных организмов (животных и растений). Поистине современный подход к клетке, прекрасные иллюстрации. Книга написана как вводный курс в биологию клетки.

Cram J., Cram D.: The Essence of Organic Chemistry, Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Mass., 1978.

Вводный курс, в котором подчеркиваются стороны органической химии, имеющие отношение к процессам жизни.

Giese A. C. Cell Physiology, 5th ed., W. B. Saunders Co., Philadelphia, 1979.

Изложены основные проблемы физиологии клетки, книга предназначена для более подготовленных читателей.

Gunning B. E. S., Robards A. W. (Eds.): Intercellular Communications in Plants: Studies on Plasmodesmata, Springer-Verlag, New York, 1976.

Прекрасная серия обзоров, написанных ведущими специалистами, о структуре и возможных функциях плазмодесм.

Gunning B. E. S. and M. W. Steer: Ultrastructure and the Biology of Plant Cells, Crane, Russak & Co., Inc., New York, 1975.

Сборник электронных микрофотографий по ботанике с соответствующими комментариями.

Leninger A. L.: Principles of Biochemistry, Worth Publishers, Inc., New York, 1982. Имеется перевод: Ленинджер А. Основы биохимии. В 3 томах. — М.: Мир, 1985.

Вводный курс в биохимию; отличается ясностью изложения, в центре которого — живая клетка. Много сведений о медицинских и практических путях применения.

O'Brien T. P., McCully M. E.: Plant Structure and Development: A Pictorial and Physiological Approach, The Macmillan Company, London, 1969.

Прекрасно иллюстрированный атлас по структуре и развитию клеток высших растений.

Robinson D. G.: Plant Membranes, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1985.

Современная монография о структуре и функции растительных мембран.

Stumpf P. K., Conn E. E. (Eds.): The Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise, Vol. 1, The Plant Cell, N. E. Tolbert (Ed.), Academic Press, New York, 1980.

Книга многих авторов о структуре и функциях растительных клеток. Первая глава — вводная, обсуждается природа клетки как целого. Последующие главы посвящены различным субклеточным компонентам.

Жизнь на Земле зависит от потока энергии, образующейся в результате термоядерных реакций, идущих в недрах Солнца (рис. 5-1). Количество энергии, посылаемой Солнцем на Землю, равно $13 \cdot 10^{23}$ кал/год. Это, действительно, трудно себе представить. Например, количество энергии, падающей на Землю каждый день, эквивалентно примерно миллиону атомных бомб, аналогичных той, что упала на Хиросиму.

Около 1/3 солнечной энергии немедленно отражается обратно в космическое пространство в виде света (аналогично лунному свету). Из оставшихся 2/3 большая часть поглощается Землей и превращается в тепло. Часть поглощенной тепловой энергии идет на испарение воды в океанах, что приводит к образованию облаков и соответственно дождя и снега. Солнечная энергия в совокупности с другими факторами ответственна за движение воздушных масс и воды и участвует тем самым в создании различных климатических условий на поверхности Земли.

Менее 1% солнечной энергии, достигающей Земли, преобразуется клетками растений и других фотосинтезирующих организмов и обеспечивает процессы жизнедеятельности всех прокариот и эукариот, населяющих нашу планету. Живые системы переводят энергию из одной формы в другую, превращая солнечную энергию в химическую и механическую (рис. 5-2).

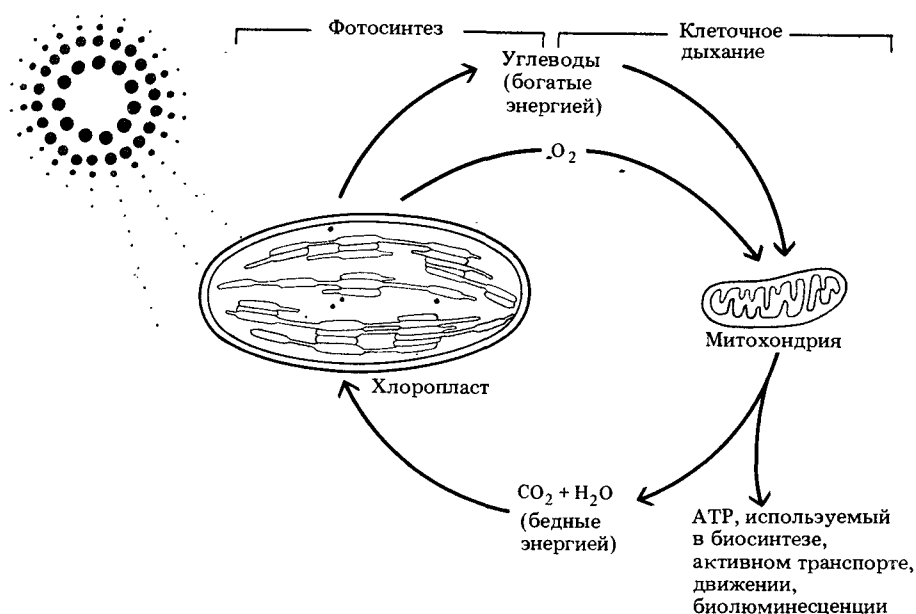
Концепции жизненно важных взаимосвязей между растениями и животными, между энергией и жизнью возникли относительно недавно. Они являются составной частью *термодинамики* — науки об энергообмене. В нашем энергозависимом мире слово «энергия» повторяют очень часто, и поэтому удивительно, что оно вошло в употребление всего лишь около 100 лет назад. Остановимся сначала на нескольких ключевых моментах термодинамики, затем рассмотрим принцип, с помощью которого ферменты катализируют многие внутриклеточные реакции.

ЗАКОНЫ ТЕРМОДИНАМИКИ

Энергия — это неуловимое понятие, ее обычно определяют через работу, которую она совершает. Почти 200 лет назад тепло (наиболее изученная форма энергии) рассматривалось

Рис. 5-1. Солнце — ближайшая к нам звезда. В процессе фотосинтеза энергия радиации Солнца превращается в химическую энергию, которая затем используется в процессах обмена веществ, связанных с жизнью на Земле. Здесь представлен в виде огромного изогнутого пера выход горячего газа с поверхности Солнца во время мощной солнечной бури

Рис. 5-2. Пример потока биологической энергии. Излучаемая энергия солнечного света образуется в результате термоядерных реакций, происходящих в недрах Солнца. Хлоропласты, присутствующие во всех фотосинтезирующих эукариотических клетках, поглощают эту энергию и используют ее, чтобы превратить воду и двуокись углерода в углеводы, такие, как глюкоза, крахмал и другие запасные вещества. Кислород выделяется в окружающую среду как продукт фотосинтетических реакций. Митохондрии — органеллы, найденные во всех эукариотических клетках, осуществляют распад этих углеводов и запасают выделяющуюся при этом энергию в виде молекул АТФ. Этот процесс, называемый клеточным дыханием, идет с потреблением кислорода и приводит к образованию двуокиси углерода и воды, завершая тем самым цикл.



как отдельное, невесомое вещество, называемое «теплотой». Объект считался холодным или горячим в зависимости от того, сколько теплоты содержал; когда холодный объект помещался рядом с горячим, теплота переходила из горячего тела в холодное. Когда по металлу били молотком, он становился теплым, поскольку теплота выходила на поверхность. Хотя идея о тепловом веществе была неверна, эта концепция оказалась удивительно полезной.

Первый закон термодинамики

В последней четверти XVIII в. быстрое совершенствование паровой машины в значительной степени способствовало изменению научного представления о природе энергии. Энергия ассоциировалась с работой, а теплота и движение рассматривались как формы энергии. На этой основе были сформулированы основные законы термодинамики.

Первый закон термодинамики звучит довольно просто: «Энергия может превращаться из одной формы в другую, но не может возникать или исчезать».

В машинах, например, химическая энергия (угля или бензина) превращается в тепловую энергию, которая затем частично превращается в механическую (кинетическую энергию). Часть этой энергии снова превращается в тепло за счет трения, возникающего при движении, а другая часть остается в машине в виде отходов. К сожалению, тепло машины или парового двигателя, а также тепло, образующееся при трении или остающееся в виде отходов, не может совершать работу. Оно не может вращать шестеренки, поскольку рассеивается в окружающем пространстве, но тем не менее оно является частью общего уравнения. Действительно, инженеры вычислили, что большая часть энергии, производимой машинами, рассеивается беспорядочно в виде тепла; эффективность, т. е. коэффициент полезного действия (к. п. д.), большинства их них не превышает 25%.

Понятие о потенциальной энергии возникло в ходе исследований к. п. д. Считалось, что баррель нефти (142 л) или тонна угля обладают определенным количеством потенциальной энергии, которую можно выразить через количество тепла, выделяемого при их сгорании.

Эффективность превращения потенциальной энергии в полезную зависит от типа трансформирующей энергетической системы.

Хотя эти принципы были сформулированы для двигателей, работающих на тепловой энергии, они применимы и к другим системам. Например, валун, поднятый на вершину холма, обладает потенциальной энергией. В результате легкого толчка (энергии активации) он катится вниз с холма; при этом его потенциальная энергия превращается в энергию движения и тепло, образующееся при трении. Как упоминалось выше, и вода в ряде случаев обладает потенциальной энергией. Когда большая масса воды падает с вершины водопада или плотины, она может совершать работу, приводя в движение различные механизмы, например для помола зерна. Таким образом, потенциальная энергия воды в этой системе превращается в кинетическую энергию колес и шестеренок, а также в тепло, которое образуется в результате движения самой воды и вращения колес и механизмов.

Свет и электричество — другие формы энергии. Свет можно превратить в электрическую энергию, а электрическую энергию можно превратить в свет, например, пропуская ток через вольфрамовую нить электрической лампочки.

Первый закон термодинамики гласит, что при энергообмене и взаимопревращениях энергия продуктов реакции плюс энергия, выделяемая в этих реакциях, всегда равны сумме энергий, которой обладали исходные компоненты реакций.

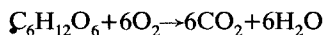
Второй закон термодинамики

С точки зрения биологии второй закон термодинамики наиболее интересен. Он предсказывает направление всех событий, участвующих в энергообмене, и поэтому называется «стрелой времени». Вот один из вариантов формулировки второго закона: «При всех энергообменах или энергетических превращениях, если не происходит потери энергии или подачи ее извне в систему, потенциальная энергия на конечном этапе будет всегда меньше, чем потенциальная энергия исходного состояния». Второй закон согласуется с повседневным опытом. Камень будет падать с горы, но

никогда не поднимется на гору. Тепло будет переходить от более теплого тела к холодному, но никогда в обратном направлении. Клетки человека могут ферментативно утилизировать глюкозу с образованием CO_2 и воды, но поскольку мы не можем запастись энергией солнца, как это делают растения, то не в состоянии и ферментативным путем синтезировать глюкозу из двуокиси углерода и воды.

В процессе, приводящем к уменьшению потенциальной энергии, энергия выделяется (иначе он бы нарушал первый закон). Такой процесс называют *экзергонической реакцией*. Согласно второму закону, только экзергонические реакции могут происходить «спонтанно», т. е. самопроизвольно. (Слово «спонтанно» ничего не говорит о скорости реакции, а только о том, может или не может она произойти.) В то же время *эндергонические реакции* требуют притока энергии, и тем большего, чем больше разница в энергии между конечным продуктом и исходными компонентами реакции.

О том, является ли данная реакция экзергонической или нет, судят по величине ΔH , т. е. по изменению количества тепла системы (Δ — означает изменение, H — количество тепла). Короче говоря, изменение количества тепла приблизительно равно изменению потенциальной энергии. Например, изменение энергии, которое происходит при окислении глюкозы, можно измерить в калориметре и выразить в ΔH . Окисление 1 моля глюкозы дает 673 ккал. (Моль — это количество вещества в граммах, равное молекулярной массе. Например, атомная масса углерода — 12, а кислорода — 16, поэтому молекулярная масса CO_2 — 44, а 1 моль CO_2 равен 44 г.)



$$\Delta H = -673 \text{ ккал/моль.}$$

Знак «минус» означает, что энергия выделилась, т. е. химическая реакция с отрицательным значением ΔH — это экзергоническая реакция.

Другой фактор, связанный с накоплением или потерей тепла, может определить направление процесса. Этот фактор называется *энтропией* и является мерой беспорядка или упорядоченности системы. Например, переход воды из твердого в жидкое состояние и затем в газообразное (водяной пар) — эндотермические процессы, потребляющие значительное количество тепла из окружающей среды. В соответствующих условиях они происходят самопроизвольно. Ключевым моментом в этих процессах является увеличение энтропии.

Когда тает лед, вода из твердого состояния переходит в жидкое; при этом рвутся связи, которые удерживали молекулы воды в кристаллах льда. Когда вода испаряется, то рвутся оставшиеся водородные связи и отдельные молекулы переходят в воздушную фазу. В обоих случаях беспорядок системы возрастает.

В нашей повседневной жизни мы сталкиваемся с тем, что чем больше число объектов и чем они меньше по размеру, тем больше беспорядок. Возможность беспорядка больше, если на столе 20 листов бумаги, чем если их 2 или 10. Если вы разрежете 20 листов бумаги пополам, то энтропия системы увеличится, т. е. повысится возможность для создания беспорядка. Общепринято, что между энергией и энтропией существует взаимосвязь. Если вы должны привести в порядок комнату или расположить книги по алфавиту, то понимаете, что кто-то должен поработать и затратить энергию. И разложить бумаги на столе можно, только затратив энергию.

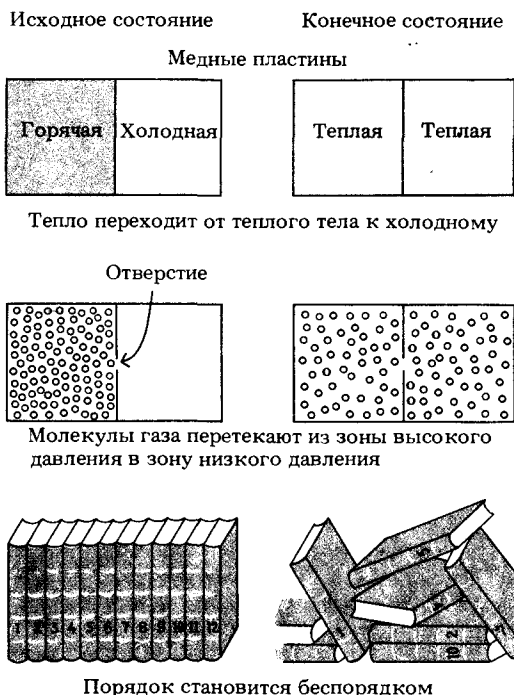


Рис. 5-3. Некоторые иллюстрации второго закона термодинамики. Запасенная энергия в любом случае — в виде нагретых медных пластин, в виде давления молекул газа или четко уложенных книг — рассеивается. В природе все процессы стремятся к неупорядоченности или к беспорядку. Только приложив энергию, можно изменить эту тенденцию и восстановить первоначальное состояние. Однако в конце концов беспорядок будет преобладать, поскольку общее количество энергии во Вселенной имеет конечную величину

Теперь обратимся к вопросу об изменении энергии, которое определяет ход химических реакций. Как уже обсуждалось, и изменение содержания тепла в системе (ΔH), и изменение энтропии (ΔS) приводят к общему изменению энергетического состояния. Это общее изменение энергетического состояния называется *изменением свободной энергии* и обозначается ΔG в честь американского физика Дж. У. Гиббса (1839—1903), который внес большой вклад в становление термодинамики.

Теперь, имея представление о ΔG , вернемся к примеру с окислением глюкозы. В этой реакции ΔH равно — 673 ккал/моль, ΔG составляет — 686 ккал/моль. Таким образом, фактор энтропии вносит в величину свободной энергии — 13 ккал/моль. Изменение тепла и энтропии ведет к снижению энергетического состояния продуктов этой реакции.

Величина свободной энергии ΔG и ее изменение позволяют предсказать характер процесса, если ΔH равно нулю или имеет положительное значение. Мы знаем, что тепло переходит от нагретого тела к холодному и молекулы краски распределяются в стакане с водой. В каждом из этих процессов конечное состояние имеет большую энтропию и поэтому меньшую потенциальную энергию, чем исходное.

Взаимосвязь между ΔG , ΔH и энтропией можно выразить

следующим уравнением:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S.$$

Это уравнение означает, что изменение свободной энергии равно изменению количества тепла (отрицательная величина в экзотермических реакциях, когда тепло выделяется) минус изменение энтропии, которое зависит от величины абсолютной температуры T .

В экзергонических реакциях ΔG всегда отрицательная величина, но ΔH может быть равно нулю или иметь положительное значение. Поскольку T всегда положительна, то чем больше изменение энтропии, тем больше величина ΔG . Поэтому возможна и другая формулировка второго закона: «Все естественные процессы экзергонические».

Закон термодинамики имеет решающее значение для биологии

Законы термодинамики имеют решающее значение для биологии так же, как для физики и химии. Они позволяют понять принципы, лежащие в основе самых разнообразных процессов и явлений. Кроме того, как будет видно дальше, они позволяют вести своеобразные «бухгалтерские» расчеты в биохимии.

Наиболее интересное применение второго закона в биологии касается взаимосвязи между энтропией, с одной стороны, и порядком и организацией, с другой. Живые системы непрерывно тратят большое количество энергии, чтобы поддерживать порядок, т. е. чтобы сохранять состояние, далекое от равновесия. При достижении равновесия химические реакции в клетке остановились бы и никакая работа не совершалась. В состоянии равновесия клетка бы скоро погибла.

ОКИСЛЕНИЕ-ВОССТАНОВЛЕНИЕ

Взаимопревращение энергии происходит в результате химических реакций, когда энергия, запасенная в одних химических связях, переходит в другие, вновь образуемые химические связи. В подобных реакциях электроны переходят с одного энергетического уровня на другой. Во многих реакциях электроны переходят от одного атома или молекулы к другим. Данные реакции называют окислительно-восстановительными; они имеют большое значение для живых систем. *Потеря* электрона — это процесс окисления, и атом или молекула, потерявшие электрон, окисляются. Часто в процессе окисления участвует кислород, который обладает большим сродством к электронам и нередко выступает в роли их акцептора.

Восстановление — это присоединение электрона. Окисление и восстановление происходят синхронно; электрон, потерянный окисленным атомом, присоединяется к другому атому, который восстанавливается.

В окислительно-восстановительных реакциях, как правило, могут участвовать единичные электроны: например, натрий теряет электрон и окисляется до Na^+ , а хлор присоединяет электрон и восстанавливается до Cl^- . Однако окисление органических молекул идет с потерей как электронов, так и протонов, а их восстановление — с присоединением электронов и протонов.

Например, при окислении молекулы глюкозы теряются и электроны, и ионы водорода, которые присоединяются к кислороду:



Электроны переходят на более низкий энергетический уровень, и энергия выделяется.

Напротив, в процессе фотосинтеза электроны и ионы водорода переносятся от воды к двуокиси углерода, т. е. происходит восстановление углекислоты с образованием глюкозы:



В этом случае электроны переходят на более высокий энергетический уровень, и для осуществления этой реакции необходим приток энергии.

В живых системах к окислительно-восстановительным реакциям относятся фотосинтез (энергия запасается), гликолиз и дыхание (энергия выделяется). Как уже упоминалось, полное окисление моля глюкозы дает 686 ккал свободной энергии. (Напротив, в результате восстановления двуокиси углерода с образованием одного моля глюкозы в химических связях глюкозы запасается 686 ккал свободной энергии.) Причем, если бы при окислении глюкозы шло быстрое выделение энергии, то большинство этой энергии рассеялось бы в виде тепла. Естественно, это не только бы не принесло пользы клетке, а способствовало бы губительному для нее увеличению температуры. Однако в живых системах есть механизмы, которые регулируют многочисленные химические реакции таким путем, что энергия запасается в особых химических связях и затем может выделяться постепенно, по мере необходимости.

ФЕРМЕНТЫ И ЖИВЫЕ СИСТЕМЫ

В любой живой системе происходят тысячи различных химических реакций, многие из которых идут синхронно. Сумма всех этих реакций называется *метаболизмом* (от греч. *metabolē* — «изменение»). Если просто перечислить все отдельные химические реакции, то будет трудно представить общую картину метаболических реакций в клетке. К счастью, есть целый ряд принципиальных моментов, которые помогут разобраться в лабиринте клеточного метаболизма. Во-первых, во всех химических реакциях клетки участвуют *ферменты* — катализаторы и регуляторы метаболических процессов живых систем. Во-вторых, биохимики группируют эти реакции по отдельным этапам, которые образуют пути. Каждый путь может состоять из дюжины и более последовательных реакций и иметь свое значение для жизнедеятельности клетки или организма. Более того, некоторые пути имеют общие «ступени» реакций, например связанные с синтезом различных аминокислот или азотистых оснований. Некоторые пути сходны; например, гидролиз жиров и окисление глюкозы проходят с выделением энергии (рис. 5-4).

Многие живые системы имеют уникальные метаболические пути. Растительные клетки тратят энергию на образование целлюлозных оболочек; подобные синтетические реакции не идут в клетках животных. Красные кровяные клетки специализируются на синтезе гемоглобина; они найдены только у животных и человека. Не удивительно, что отличительные особенности клеток и организмов связаны не только с их структурой и функциями, но и с биохимическими процессами. Однако поразительно, что метаболизм во многих своих чертах одинаков у большинства самых разнообразных организмов; различия метаболических путей, например, человека, дуба, грибов и медузы очень тонкие. Некоторые пути обнаружены практически во всех живых системах.

«Размах» химической работы, совершаемой в клетке,

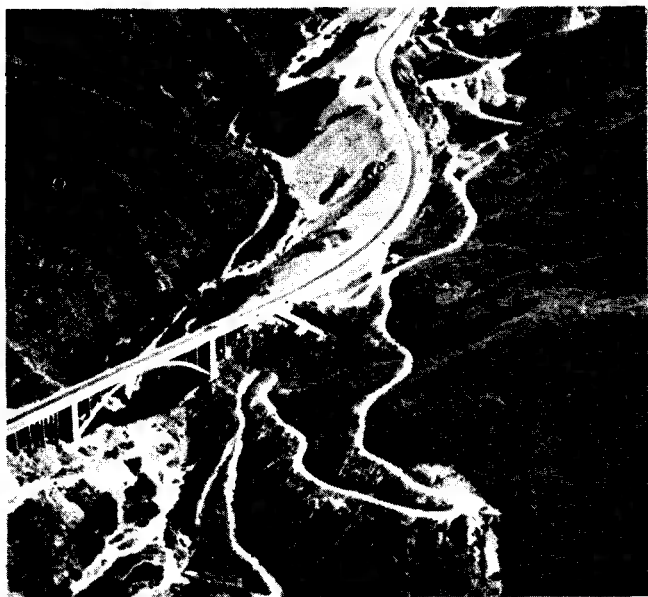


Рис. 5-4. Современное шоссе и извилистые старые дороги справа от него — это альтернативные пути через горы. Также и идентичные химические реакции могут идти альтернативными путями, что приводит к значительной разнице в скоростях реакций

может проиллюстрировать тот факт, что большая часть, т. е. тысячи различных молекул, обнаруженных в клетке, в ней же и образуются. Сумма химических реакций, участвующих в их синтезе, называется *анаболизмом*. Анаболические реакции обычно уменьшают энтропию и почти всегда идут с затратой энергии (эндергонически).

В клетках постоянно осуществляется и распад больших молекул; совокупность процессов распада называют *катаболизмом*. Катаболические реакции увеличивают энтропию и, как правило, идут с выделением энергии (экзергонически). Катаболические реакции служат для двух целей: (1) высвобождают энергию для анаболизма или другой работы клетки; (2) поставляют «сырье» для анаболических реакций. Следовательно, оба аспекта метаболизма — анаболизм и катаболизм — необходимы для нормальной жизнедеятельности клетки.

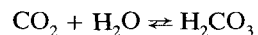
Живые системы осуществляют многочисленные химические реакции в необычайно трудных условиях. Большинство из них проходит внутри клетки, где перемешиваются тысячи различных молекул. Температура не может быть высокой, иначе многие хрупкие структуры, от которых зависит жизнь, могут разрушиться. Как же осуществляется эта сложная химическая работа? Ответить на этот вопрос можно одним словом — ферменты. Биохимические реакции без ферментов проходили бы настолько медленно (если бы проходили вообще), что жизнь прекратилась бы.

ФЕРМЕНТЫ КАК КАТАЛИЗАТОРЫ

Ферменты — это катализаторы биологических реакций. Они отличаются от других катализаторов тем, что чрезвычайно избирательны в своем действии. Некоторые ферменты катализируют реакцию только с одним набором реагирующих соединений. В реакциях, катализируемых ферментами, сое-

динение, с которым взаимодействует фермент, называют *субстратом*. Избирательность фермента выражается в выборе субстрата и известна как *специфичность*. С другой стороны, ферменты аналогичны другим катализаторам, поскольку они не расходуются в ходе реакции и могут использоваться многократно.

Ферменты чрезвычайно увеличивают скорость реакций. Например, реакция двуокиси углерода с водой



может происходить самопроизвольно, в частности в океанах. В организме человека эта реакция катализируется ферментом карбоангидразой (название фермента оканчивается обычно на суффикс «аза»). Карбоангидраза — один из наиболее эффективных ферментов, каждая его молекула катализирует образование 10^5 молекул угольной кислоты в секунду. Катализируемая реакция происходит в 10^7 раз быстрее, чем самопроизвольная. У животных она важна для переноса двуокиси углерода из клеток, где она образуется, в кровеносное русло и для дальнейшего транспорта в легкие.

АКТИВНЫЙ ЦЕНТР

Ферменты — сложные глобулярные белки, состоящие из одной или нескольких полипептидных цепей. Цепи уложены так, что образуется «паз», или «карман», в который входят молекулы субстрата и где происходит реакция. Этот участок фермента называется *активным центром*.

Активный центр образуется в результате изгиба полипептидной цепи. Субстрат соответствует активному центру аналогично тому, как ключ соответствует замку (рис. 5-5). Активный центр имеет не только определенную трехмерную структуру, но подобен субстрату по распределению зарядов, расположению групп атомов, гидрофильности или гидрофобности. Если специфический участок субстрата имеет отрицательный заряд, то соответствующая зона активного центра имеет положительный заряд и т. д. Таким образом, активный центр не только удерживает молекулу субстрата, но и ориентирует ее нужным образом.

Аминокислоты, образующие активный центр, не обязательно находятся рядом в одной полипептидной цепи. Действительно, в ферменте, имеющем четвертичную структуру, они могут принадлежать даже разным цепям, как показано на рис. 5-6. Аминокислоты формируют активный центр в результате специфической укладки полипептидных цепей в молекуле фермента.

Гипотеза о кратковременном изменении конформации активного центра фермента

Исследования структуры ферментов, выполненные в последние годы, дают основания предположить, что связывание субстрата ферментом вызывает изменение конформации фермента и таким образом осуществляется более точная подгонка активного центра к субстрату. Полагают, что эта индуцированная конформация может сообщать некоторое напряжение реагирующим молекулам и тем самым ускорять реакцию (рис. 5-7).

КОФАКТОРЫ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ

Как правило, каталитическая активность многих ферментов зависит от структуры белка. Однако многие ферменты могут

Рис. 5-5. Иллюстрация гипотезы о механизме действия фермента по принципу «ключ-замок». Молекула сахарозы гидролизуется до одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы. Фермент, осуществляющий эту реакцию, сугубо специфичен; его активный центр по конфигурации соответствует поверхности молекулы сахарозы

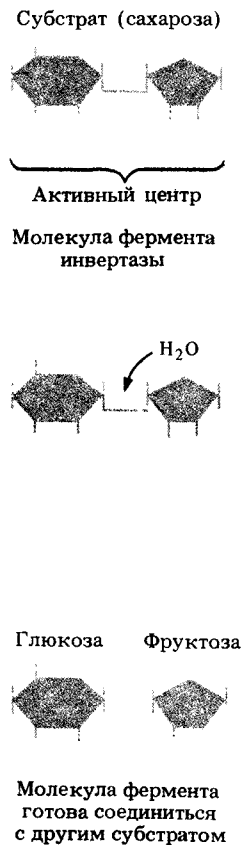


Рис. 5-6. Модель фермента. Данный фермент (пищеварительный фермент химотрипсин) состоит из трех полипептидных цепей. Отмечены аминокислотные (-NH₂) и карбоксильные (-COOH) группы. Цифрами обозначены места специфических аминокислот в цепях и дисульфидные мостики, которые связывают аминокислоты. Трехмерная структура образовалась в результате комбинации дисульфидных связей и взаимодействия между цепочками белков, а также между цепочками и окружающими молекулами

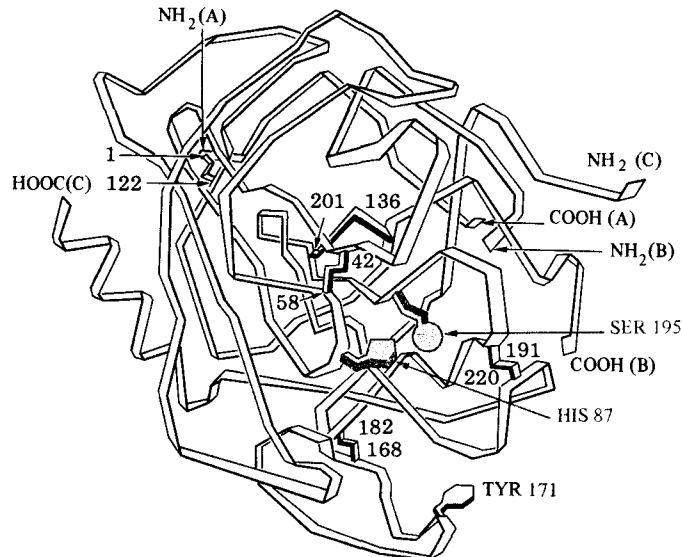
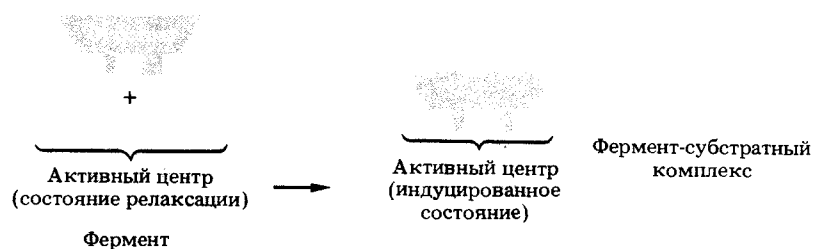


Рис. 5-7. Схема иллюстрирует гипотезу о кратковременном изменении конформации активного центра в процессе работы фермента. Полагают, что активный центр обладает известной

гибкостью и может менять свою конформацию по отношению к молекуле субстрата. Это приводит к специфическому взаимодействию между активным центром и субстратом



проявлять свою активность только в присутствии одного или нескольких небелковых компонентов, называемых *кофакторами*.

Ионы как кофакторы

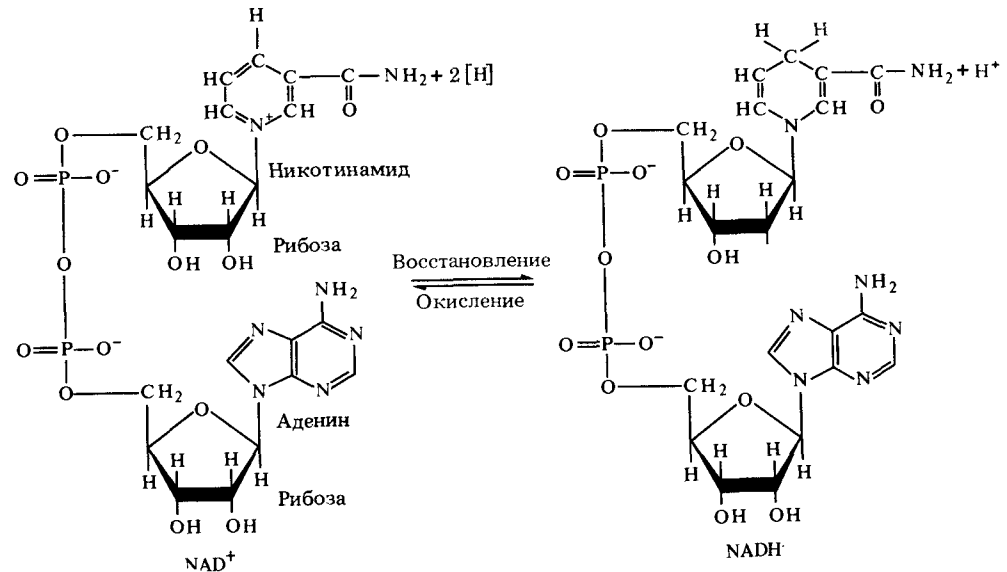
Ионы являются кофакторами некоторых специфических ферментов. Например, ион магния необходим для большинства ферментативных реакций, в ходе которых осуществляется перенос фосфатных групп между молекулами. Два положительных заряда Mg²⁺ удерживают в определенном положении отрицательные фосфатные группы. Другие ионы (Na⁺ и K⁺) играют аналогичную роль в иных реакциях. В

некоторых случаях ионы способствуют объединению ферментативных белков.

Коферменты и витамины

Иногда важную роль в ферментативных реакциях играют небелковые органические кофакторы, называемые *коферментами*. Например, в некоторых окислительно-восстановительных процессах электроны передаются молекуле, которая служит акцептором электрона. В любой клетке обнаруживаются несколько различных акцепторов электрона, каждый из которых специфически приспособлен для удержания электрона на определенном энергетическом уровне.

Рис. 5-8. Никотинамидадениндинуклеотид в окисленной форме (NAD^+) и в восстановленной ($NADH$) форме



Пример — никотинамидадениндинуклеотид (NAD), показанный на рис. 5-8.

На первый взгляд NAD выглядит сложным и необычным, однако он состоит из довольно известных компонентов биологических молекул. Два пятиуглеродных сахара (рибозы) соединены двумя фосфатными группами. Один из сахаров связан с аденином (азотистым основанием), а второй — с другим азотистым основанием — никотинамидом. (Азотистое основание, связанное с сахаром и фосфатной группой, называется *нуклеотидом*, а молекула, объединяющая два нуклеотида, — *динуклеотидом*.) Никотинамидное кольцо — активный конец NAD — присоединяет электроны. Никотинамид — это витамин, называемый ниацином. Витамины представляют собой соединения, которые необходимы в малых количествах многим живым организмам; люди и животные не могут синтезировать витамины и должны получать их с пищей. Клетки человека могут синтезировать NAD , если в пище содержится никотинамид. Многие витамины являются коферментами или частью коферментов.

Никотинамидадениндинуклеотид, подобно многим коферментам, подвергается циклическому превращению. Так NAD^+ регенерирует, когда $NADH + H^+$ передает свои электроны другому акцептору. Таким образом, наличное число молекул NAD относительно невелико, хотя он участвует во многих клеточных реакциях.

Некоторые ферменты используют кофакторы, которые находятся в комплексе с белком. К ним относятся так называемые простетические группы, например железо-серосодержащая группа ферредоксинов (с. 100) или пиридоксальфосфат (витамин B_2) трансаминаз.

ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ ПУТИ

Работа ферментов происходит упорядоченно, сериями этапов, называемыми метаболическими путями. В живых организмах поэтому химическая деятельность проходит с удивительной эффективностью. Во-первых, ненужных продуктов накапливается очень мало, поскольку каждый продукт одной реакции используется в следующей и так по всему пути. Второе преимущество последовательно идущих реакций становится понятным, если учесть, что химические реакции могут идти в любом направлении, т. е. они обратимы. Если каждый продукт отдельной реакции по мере образования незаме-

тельно вступает в следующую, то тенденция к обратимости реакции будет минимальна. Более того, если возможный конечный метаболит будет использоваться также быстро, то целая серия реакций будет двигаться к завершению. Другое преимущество состоит в том, что группы ферментов, участвующих в общих метаболических путях, могут объединяться внутри клетки. Некоторые обнаружены в небольших везикулах (мембранных пузырьках) цитоплазмы. Другие связаны с мембранами специализированных органелл, таких, как митохондрии или хлоропласты.

РЕГУЛЯЦИЯ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ

Удивительной особенностью клеточного метаболизма является тот факт, что каждая клетка регулирует синтез продуктов, необходимых для ее нормального существования, производя их в нужном количестве и с соответствующей скоростью. В то же время клетка избегает перепроизводства, которое привело бы к напрасной трате энергии и материалов. Доступность исходных молекул субстрата или коферментов — основной лимитирующий фактор, и по этой причине большинство ферментов работает со скоростью, далекой от максимальной.

Температура тоже влияет на скорость ферментативных реакций. Повышение температуры увеличивает скорость ферментативных реакций, но до определенного предела. Как видно из рис. 5-9, скорость большинства ферментативных реакций удваивается при подъеме температуры на каждые 10°C , но около 40°C падает очень быстро. Увеличение скорости реакций происходит за счет повышения энергии реагирующих компонентов; уменьшение скорости связано с тем, что в самой молекуле фермента начинается вибрация, которая разрушает водородные связи и нарушает другие, относительно слабые взаимодействия, удерживавшие молекулу в определенном состоянии.

На активность фермента влияет и величина pH окружающего раствора. Конформация фермента зависит от притяжения и отталкивания между отрицательно (кислыми) и положительно (основными) заряженными группами аминокислот. При изменении pH эти заряды меняются, что приводит к изменению структурной организации фермента, иногда

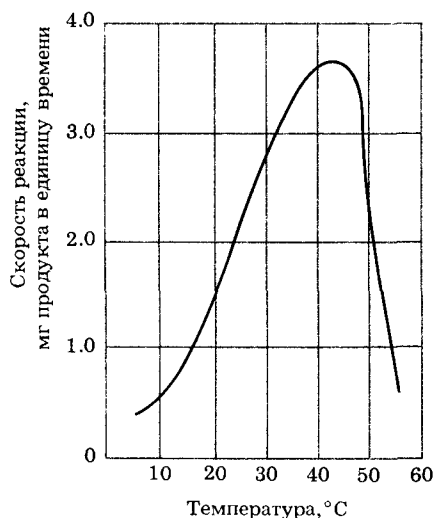


Рис. 5-9. Действие температуры на скорость реакции, катализируемой ферментом. Концентрации фермента и субстрата оставались постоянными. Скорость реакции, как и в большинстве химических реакций, удваивалась с повышением температуры на каждые 10°C до 40°C. Далее по мере повышения температуры скорость уменьшалась, и при 60°C реакция останавливалась в основном из-за денатурации фермента

настолько, что он не может функционировать. Возможно, наиболее существенную роль играет изменение зарядов активного центра и субстрата, что сказывается на способности образовывать связи. Иногда некоторые ферменты могут работать при величине pH, далекой от оптимума. Предполагают, что это противоречие является не «оплошностью» процесса эволюции, а способом регуляции активности фермента.

Живые системы имеют механизмы включения и ингибирования активности фермента. Некоторые ферменты образуются в неактивной форме, по мере надобности они активируются, обычно другим ферментом. Эти специфические механизмы будут обсуждаться в гл. 8.

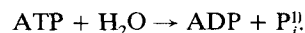
ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ФАКТОР: АТФ

Все процессы биосинтеза в клетке требуют энергии (так же, как и многие другие процессы). Большая доля этой энергии обеспечивается молекулой *аденозинтрифосфата* (АТФ), которая является основной энергетической «валютой» клетки. Глюкозу, гликоген и крахмал можно уподобить деньгам, лежащим в банке. АТФ — «разменная монета» в вашем кармане.

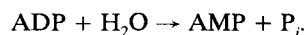
На первый взгляд АТФ — сложная молекула, однако, как и у NAD, ее компоненты довольно обычны. В состав АТФ входит аденин, 5-углеродный сахар (рибоза) и три фосфатных группы. Эти ковалентно связанные друг с другом группы несут сильно отрицательные заряды; все это важно для энергетической деятельности АТФ.

Чтобы понять роль АТФ, необходимо кратко остановиться на концепции химических и энергетических связей. Химические связи удерживают атомы в молекуле. Поскольку они имеют постоянную конфигурацию, необхо-

димо приложить энергию, чтобы разорвать их и образовать новые. Эта энергия представляет собой энергию активации. Ферменты значительно уменьшают необходимую энергию активации, поэтому реакции, лежащие в основе жизнедеятельности, протекают с соответствующими скоростями. Однако есть важный ограничивающий момент для химических реакций, происходящих в живых системах: энергия связей в продуктах реакции должна быть меньше энергии связей исходных компонентов. Если следовать этой логике, то можно прийти к заключению, что *биосинтетические реакции* не могли бы осуществляться. В действительности это не так. Клетки преодолевают подобную трудность путем *сопряжения реакций*, требующих притока энергии, с реакциями, в которых энергия выделяется. При этом наиболее часто в сопряженных реакциях участвует АТФ. Благодаря своей структуре молекула АТФ хорошо справляется с этой ролью в живых системах. Когда одна фосфатная группа при гидролизе отщепляется от молекулы АТФ, образуется молекула ADP (аденозиндифосфата) и выделяется энергия:



В ходе этой реакции выделяется 7,3 ккал/моль АТФ в виде химической энергии. Удаление второй фосфатной группы приводит к выделению эквивалентного количества энергии и образованию аденозинмонофосфата (AMP):



Ковалентные связи, содержащие большое количество энергии и связывающие две фосфатные группы, называют высокоэнергетическими (рис. 5-10). Впрочем, это название не отражает существа дела, поскольку энергия, выделяющаяся в результате данных реакций, не происходит целиком из этих связей. Разница в энергии между исходным компонентом и продуктом реакции только частично обусловлена энергией этих связей. Она зависит и от перестройки орбиталей электронов в молекулах АТФ и ADP. Фосфатные группы несут отрицательный заряд, и поэтому они отталкиваются друг от друга. Когда фосфатная группа отщепляется, в молекуле меняется расположение электронов и возникает структура с меньшей энергией.

В большинстве реакций, происходящих в клетке, конче-

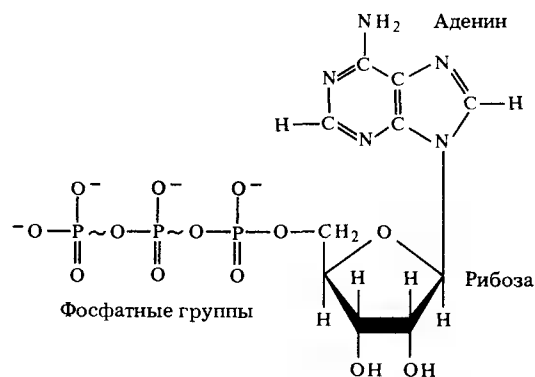
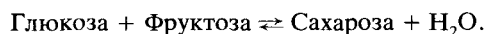


Рис. 5-10. Аденозинтрифосфат (АТФ) — это главная энергетическая «валюта» клетки. Связи между тремя фосфатными группами в молекуле АТФ играют важную роль в осуществлении его функции. Символ ~ означает высокоэнергетическую связь

¹ P_i обозначает неорганический фосфат. — Прим. ред.

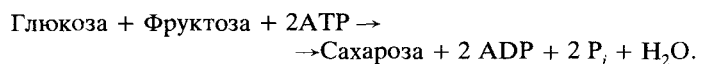
вая фосфатная группа молекулы АТР не просто отщепляется, а переносится на другую молекулу. Этот перенос фосфатной группы называется *фосфорилированием*, а фермент, который осуществляет его, — киназой. В результате фосфорилирования энергия в виде высокоэнергетических фосфатных связей переносится на соединение, которое в свою очередь становится энергизованным и может участвовать в других реакциях.

Рассмотрим, например, синтез сахарозы в сахарном тростнике, который происходит при участии АТР. Сахароза образуется из моносахаридов — глюкозы и фруктозы; в стандартных термодинамических условиях это эндергоническая реакция; для образования одной молекулы сахарозы требуется 5,5 ккал:



Однако синтез сахарозы в сахарном тростнике сопряжен с расщеплением АТР, и это — экзергоническая реакция.

Образование сахарозы происходит в результате определенной последовательности реакций: фосфатные группы переносятся на молекулу глюкозы и молекулу фруктозы, энергизуя каждую из них, поэтому общее уравнение следующее:



В этой реакции 5,5 ккал используется для синтеза сахарозы, но общая разница энергии исходных компонентов и субстратов составляет 8,5 ккал. Таким образом, синтез сахарозы в сахарном тростнике сопряжен с расщеплением двух молекул АТР, которые необходимы для образования ковалентной связи между глюкозой и фруктозой.

Где образуется АТР? Энергия, которая выделяется в катаболических реакциях клетки, например при гидролизе глюкозы, используется для «подзарядки» молекулы ADP. Конечно, эта энергия изначально поступает от солнца в виде энергии радиации, которая в процессе фотосинтеза преобразуется в химическую. Часть химической энергии запасается в виде высокоэнергетических связей АТР, которые затем используются для образования химических связей в органических молекулах. Таким образом, система АТР/ADP служит универсальным механизмом энергообмена между эндергоническими и экзергоническими реакциями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизнь на нашей планете зависит от потока солнечной энергии. Небольшая доля этой энергии запасается в процессе фотосинтеза и превращается в энергию, необходимую для многих метаболических реакций, происходящих в живых организмах. В результате этих реакций живые организмы приобретают упорядоченность и организованность.

Термодинамические взаимоотношения между фотосинтезирующими и нефотосинтезирующими формами жизни исключительно сложны. Коротко говоря, в ходе фотосинтеза энергия солнца используется для образования высокоэнергетических связей типа углерод-углерод и углерод-водород; в процессе дыхания эти связи рвутся с образованием CO_2 и H_2O и энергия выделяется. Некоторая часть полезной энергии теряется на каждом этапе энергетических превращений подобно тому, как это происходит в машинах.

Живые системы функционируют согласно законам термодинамики. Первый закон термодинамики гласит, что энергия не образуется и не исчезает, но может превращаться из

одной формы в другую. Потенциальная энергия в исходном состоянии (или исходных компонентов) равна потенциальной энергии в конечном состоянии (или продуктов) плюс энергия, выделившаяся в процессе или реакции. Второй закон термодинамики гласит, что в ходе превращения энергии потенциальная энергия конечного состояния всегда меньше потенциальной энергии исходного состояния. Разница в энергии между исходным и конечным состояниями называется свободной энергией и обозначается ΔG . Экзергонические реакции (в результате которых энергия выделяется) имеют отрицательное значение ΔG . К факторам, определяющим величину ΔG , относятся ΔH (изменение количества тепла) и ΔS (изменение энтропии), которая в свою очередь при умножении на величину абсолютной температуры T является мерой упорядоченности или беспорядка:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S.$$

Превращение энергии в живых клетках осуществляется путем переноса электронов с одного энергетического уровня на другой или от одного атома или молекулы к другим. Реакции, в которых происходит перенос электрона между атомами или молекулами, называются окислительно-восстановительными. Атом или молекула, теряющие электроны, окисляются, а захватывающие их — восстанавливаются.

Метаболизм — это сумма всех химических реакций, происходящих в клетке. Совокупность реакций, ведущих к распаду или деградации молекул, называется катаболизмом. Биосинтетические реакции, т. е. приводящие к образованию новых молекул, называются анаболическими. Метаболические реакции осуществляются в виде упорядоченных серий этапов, называемых путями, каждый из которых играет определенную роль в клетке. Каждый этап в этом пути контролируется специфическим ферментом.

Ферменты служат катализаторами; они значительно ускоряют скорость реакций, но сами при этом не меняются. Ферменты — это громадные белковые молекулы, собранные таким образом, что специфические группы аминокислот образуют активный центр. Реагирующие молекулы — субстраты — точно «пригнаны» к этим активным центрам. Многие ферменты для осуществления реакции нуждаются в кофакторах, которыми могут быть просто ионы, такие, как Mg^{2+} или Na^+ , или небелковые органические молекулы, такие, как NAD. Последние называют коферментами.

Реакции, катализируемые ферментами, находятся под тщательным контролем клетки. Скорость ферментативных реакций зависит от температуры и pH.

АТР снабжает энергией большинство реакций, происходящих в клетке. Молекула АТР состоит из азотистого основания — аденина, пятиуглеродного сахара — рибозы и трех фосфатных групп. Две фосфатные группы соединены двумя высокоэнергетическими связями, при разрыве которых выделяется относительно большое количество энергии. АТР является источником энергии для большинства реакций, происходящих в живых системах.

ПРИЛОЖЕНИЕ

$$E=mc^2$$

Одна из старейших и фундаментальнейших концепций химии — закон сохранения массы — гласит, что масса не возникает из ничего и не исчезает бесследно. Однако в условиях сверхвысокой температуры атомные ядра сливаются, обра-



зую новые элементы. При этом какая-то часть их массы теряется. Что же с ней происходит? На этот вопрос отвечает уравнение, принесшее славу Эйнштейну — $E=mc^2$ (E — энер-

гия, m — масса, а c — константа, равная скорости света). Из этого выражения следует, что при определенных экстремальных и необычных условиях масса преобразуется в энергию.

Солнце в основном состоит из ядер атомов водорода. В его недрах при сверхвысоких температурах они сталкиваются друг с другом, развивая при этом скорость, достаточную для того, чтобы произошло их слияние. За несколько этапов из четырех ядер водорода образуется одно ядро гелия. В результате этой термоядерной реакции выделяется достаточное количество энергии, чтобы поддерживать постоянно идущие процессы слияния ядер, а кроме того, громадное количество лучистой энергии, рассеиваемой в космическое пространство. Жизнь на нашей планете зависит от энергии, излучаемой Солнцем за счет термоядерной реакции. Этот же процесс, как предвидел Эйнштейн, можно использовать для создания водородной бомбы.

На фотографии Альберт Эйнштейн в 1905 г. В этом году опубликована его работа по теории относительности. Тогда ему было 26 лет; он работал техническим экспертом третьего класса в Швейцарском патентном бюро в Берне.

*Рис. 6-1. Митохондрия из клетки листа папоротника *Regnellidium diphyllum*. В митохондриях происходит процесс дыхания, в результате которого химическая энергия углеродсодержащих соединений запасается в виде АТФ. В основном АТФ синтезируется на поверхности крист с участием ферментов, которые встроены в мембраны крист*

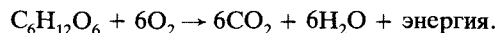
Дыхание — это процесс, в результате которого энергия углеводов передается на АТФ — универсальную энергонесущую молекулу — и, таким образом, может использоваться в метаболических процессах клетки (рис. 6-1). В дальнейшем будет подробно описано, как в клетке осуществляется распад углеводов и хранение выделившейся при этом энергии в виде высокоэнергетических фосфатных связей АТФ. Детальное описание этого процесса позволит достаточно полно проиллюстрировать как химические принципы, описанные в предыдущих главах, так и отдельные этапы биохимической работы клеток.

В гл. 3 уже упоминалось, что богатые энергией углеводные молекулы запасаются в растениях в виде сахарозы или крахмала. Необходим предварительный этап, чтобы гидролизовать эти молекулы в моносахариды. Считается, что дыхание как таковое начинается с расщепления глюкозы — строительного «блока» сахарозы и крахмала.

Глюкоза может использоваться как источник энергии в аэробных (O_2) и в анаэробных (без O_2) условиях. Однако



максимальный энергетический выход при окислении органических веществ достигается только при аэробных условиях. Например, общее уравнение реакций полного окисления глюкозы может быть записано следующим образом:



Данная реакция в присутствии кислорода — конечного акцептора электронов — высокоэкзергонична ($\Delta G = -686$ ккал/моль). Она в целом выражает процесс, называемый *дыханием*. (Процесс расщепления органических веществ с выделением энергии без участия кислорода называется *брожением* и будет описан ниже.)

Процесс дыхания можно подразделить на три стадии: гликолиз, цикл Кребса и электротранспортную цепь. В процессе *гликолиза* шестиуглеродная молекула глюкозы расщепляется на две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты, или пирувата. (Пировиноградная кислота диссоциирует, образуя пируват и ион водорода. Пировиноградная кислота и пируват существуют в динамическом равновесии, и поэтому могут употребляться оба названия.) Молекулы пирувата далее окисляются до двуокиси углерода и воды в *цикле Кребса* и электротранспортной цепи.

Когда молекула глюкозы окисляется, часть энергии выделяется в результате отдельных, последовательно идущих реакций и запасается в виде АТФ.

В соответствии со вторым законом термодинамики часть этой химической энергии рассеивается в виде тепла. У птиц, млекопитающих и некоторых других позвоночных тепло, выделяемое при дыхании, тем или иным образом сохраняется, и поэтому температура их тела, как правило, выше температуры окружающей среды. У растений скорость дыхания относительно невелика, поэтому выделяемое тепло не влияет на температуру самого растения. Однако у некоторых растений, например филодендрона (*Philodendron*) или «скупной капусты» (*Symplocarpus foetidus*) в период быстрого роста, связанного с цветением, температура поднимается и на 20°C превышает температуру окружающей среды.

ГЛИКОЛИЗ

Гликолиз (от *glyco*, что означает сахар, и *lysis*, что означает расщепление) включает девять последовательных реакций, каждая из которых катализируется специфическим ферментом (рис. 6-2). Данная последовательность реакций осуществляется практически во всех живых клетках — от бактерий до эукариотических клеток растений и животных. Гликолиз — это анаэробный процесс, происходящий в основном в веществе цитоплазмы (иногда называемом цитозолем). С биологической точки зрения гликолиз в известной степени можно рассматривать как достаточно примитивный процесс, поскольку, вероятно, он возник до появления кислорода в атмосфере Земли и формирования клеточных органелл.

Гликолитический путь в деталях показан на рис. 6-3. При рассмотрении последовательности реакций обратите особое внимание на то, как происходит шаг за шагом распад углеродного скелета молекулы глюкозы. Данные этапы приводятся не для заучивания, просто тщательно разберите их. Внимательно проследите за образованием АТФ из АДФ и NADH_2 из NAD (если быть точными, то следует писать NAD^+ и $\text{NADH} + \text{H}^+$, однако мы будем пользоваться более

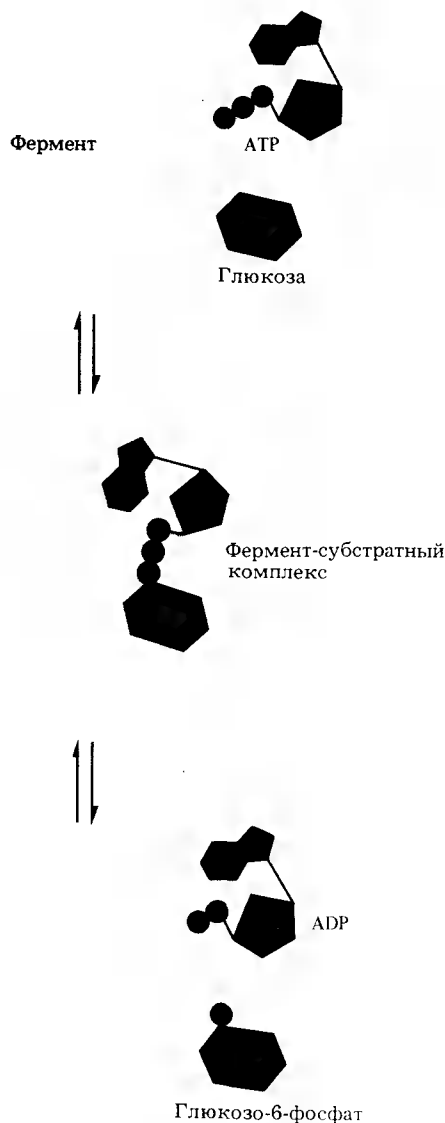
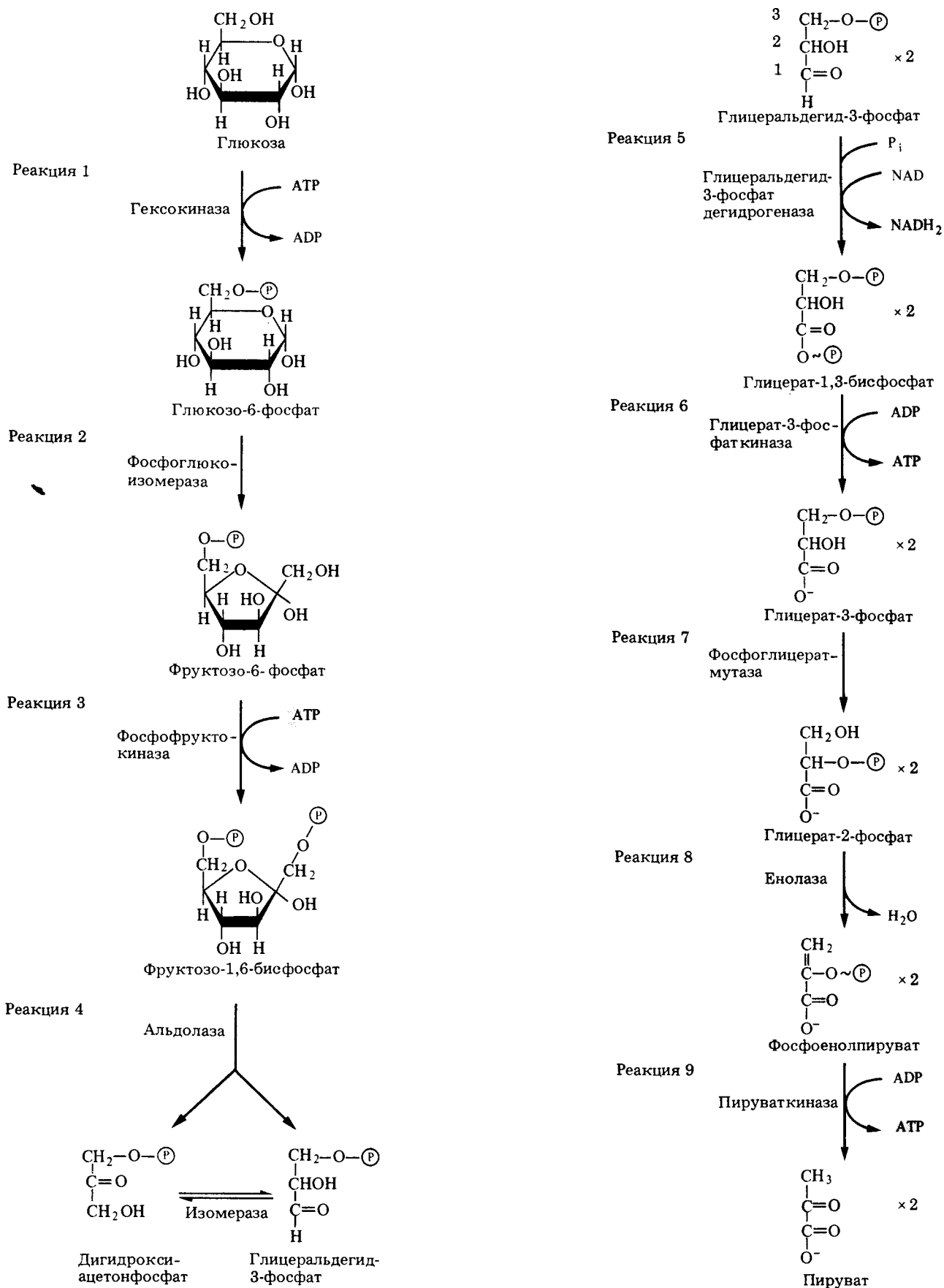


Рис. 6-2. Первая из девяти реакций гликолиза, которые будут описаны ниже, заключается в переносе «высокоэнергетической» фосфатной группы от АТФ к молекуле глюкозы. В данной реакции расходуется энергия. Подобно другим реакциям гликолиза, она тоже катализируется специфическим ферментом

простыми обозначениями). АТФ и NADH_2 представляют собой суммарный энергетический вклад гликолиза в жизнедеятельность клетки.

Реакция 1. Первая реакция гликолиза требует энергетических затрат. Необходимая энергия активации выделяется при гидролизе АТФ до АДФ. Концевая фосфатная группа молекулы АТФ переносится на молекулу глюкозы с образованием глюкозо-6-фосфата. Часть энергии, образуемой при распаде АТФ, запасается в форме химической связи фосфата с глюкозой. Фосфорилирование глюкозы катализируется ферментом гексокиназой. (Каждая из реакций, которые будут описаны ниже, катализируется специфическим ферментом.)

Рис. 6-3. Реакции гликолиза



молекулах пирувата составляет 546 ккал (т. е. большую часть от 686 ккал, которые запаслись в виде исходной молекулы глюкозы).

Характерно, что гликолиз включает последовательность окислительно-восстановительных реакций. Сравним исходный субстрат гликолиза — глюкозу — с конечным продуктом — пируватом. Метильная группа $-\text{CH}_3$ пирувата образована первым и последним атомами углерода исходной молекулы глюкозы, и они более восстановлены в пирувате, чем в глюкозе. Напротив, карбоксильная группа $-\text{COOH}$ пирувата образована двумя центральными атомами глюкозы, и они более окислены в пирувате, чем в глюкозе.

АЭРОБНЫЙ ПУТЬ

Пируват — ключевое соединение в энергетическом метаболизме клетки, и он может быть утилизирован различными путями. Каким образом он будет использован в дальнейшем, зависит от условий метаболизма и особенностей клетки. Основной внешний фактор, который обуславливает последующую утилизацию пирувата, — это кислород.

В присутствии кислорода пируват окисляется до двуокиси углерода, и гликолиз в данном случае — лишь начальная фаза дыхания. Аэробный путь приводит к полному окислению глюкозы, при этом образуется больше молекул АТФ, чем в результате гликолиза. Эти реакции совершаются в митохондриях эукариотических клеток в два этапа — в цикле Кребса и в электронотранспортной цепи (рис. 6-1).

Напомним, что митохондрии окружены двумя мембранами; внутренняя имеет складки, называемые кристами. Внутреннее пространство, ограниченное кристами, заполнено относительно насыщенным раствором, содержащим ферменты, коферменты, воду, фосфаты и другие молекулы, вовлекаемые в процесс дыхания. Таким образом, митохондрия — это самостоятельная химическая фабрика. Наружная мембрана проницаема для большинства молекул, но внутренняя — только для определенных, таких, как пируват и АТФ, и непроницаема для других соединений. Ферменты цикла Кребса локализованы во внутреннем компартменте митохондрий — матриксе. Ферменты и другие компоненты электронотранспортной цепи встроены в мембраны крист.

Цикл Кребса

Цикл Кребса назван в честь Ганса Кребса, который открыл его. Кребс описал этот метаболический путь в 1937 г. Позднее его блестящая работа была удостоена Нобелевской премии. Циклом Кребса называют цикл трикарбоновых кислот (ЦТК), который начинается с образования лимонной кислоты (цитрата), имеющей три карбоксильные группы.

Перед тем как войти в цикл Кребса, пируват окисляется и декарбоксилируется. В ходе этой экзергонической реакции из NAD образуется NADH_2 . Исходная молекула глюкозы окисляется, таким образом, до двух ацетильных групп (CH_3CO); при этом выделяются две молекулы CO_2 и синтезируются две молекулы NADH_2 из NAD (рис. 6-5).

Каждая ацетильная группа затем временно присоединяется к коферменту А (CoA), большой молекуле, состоящей из нуклеотида и пантотеновой кислоты (витамина группы В). Комплекс ацетильной группы и CoA называют ацетил- CoA (рис. 6-5).

Жиры и аминокислоты могут тоже превращаться в аце-

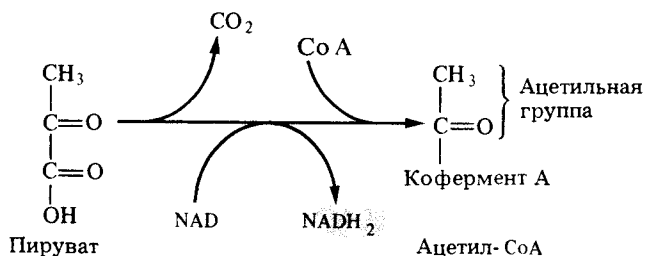
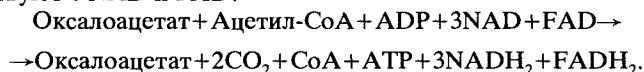


Рис. 6-5. Трехуглеродная молекула пирувата окисляется и декарбоксилируется с образованием двухуглеродной ацетильной группы, которая объединяется с коферментом А и образует ацетил- CoA . Окисление молекулы пирувата сопровождается образованием NADH_2 из NAD . Ацетил- CoA необходим для того, чтобы «войти» в цикл Кребса

тил- CoA и таким образом вовлекаться в процесс дыхания. Молекула жира сначала гидролизует до глицерола и трех молекул жирных кислот. Затем, начиная с концевой карбоксильной группы, последовательно удаляются двухуглеродные группы жирных кислот. Например, из пальмитиновой кислоты (см. рис. 3-9), содержащей 16 атомов углерода, может образоваться восемь молекул ацетил- CoA .

В начале цикла Кребса (рис. 6-6) двухуглеродные ацетильные группы объединяются с четырехуглеродным соединением (оксалоацетатом) и образуют шестиуглеродное соединение (цитрат). По ходу работы цикла два из шести атомов углерода окисляются до CO_2 , и оксалоацетат восстанавливается; таким образом осуществляется циклический процесс. В каждом обороте цикла используется одна ацетильная группа и образуется одна молекула оксалоацетата, которая готова начать новый оборот цикла. В результате всех реакций при окислении углеродных атомов выделяется энергия, которая используется для превращения ADP в ATP (1 молекула на цикл) и образования NADH_2 из NAD (3 молекулы на цикл). Кроме того, часть энергии используется для восстановления второго переносчика электронов — кофермента флавинадениндинуклеотида (FAD) (рис. 6-7). Одна молекула FADH_2 образуется из FAD при каждом обороте цикла. Кислород прямо не участвует в цикле Кребса; электроны и протоны, которые удаляются при окислении, взаимодействуют с NAD и FAD :



Цикл Кребса представлен на рис. 6-8.

Электронотранспортная цепь

Итак, молекула глюкозы полностью окислилась. Часть ее энергии использовалась на синтез ATP из ADP . Большая часть, однако, осталась в форме электронов, образовавшихся при окислении углерода. Эти электроны перешли к переносчикам электронов NAD и FAD и находятся на высоком энергетическом уровне. При движении по электронотранспортной цепи они спускаются «под гору» к кислороду; при этом выделяющаяся энергия используется для синтеза ATP из ADP . Данный процесс называют *окислительным фосфорилированием*.

Переносчики электронов электронотранспортной цепи

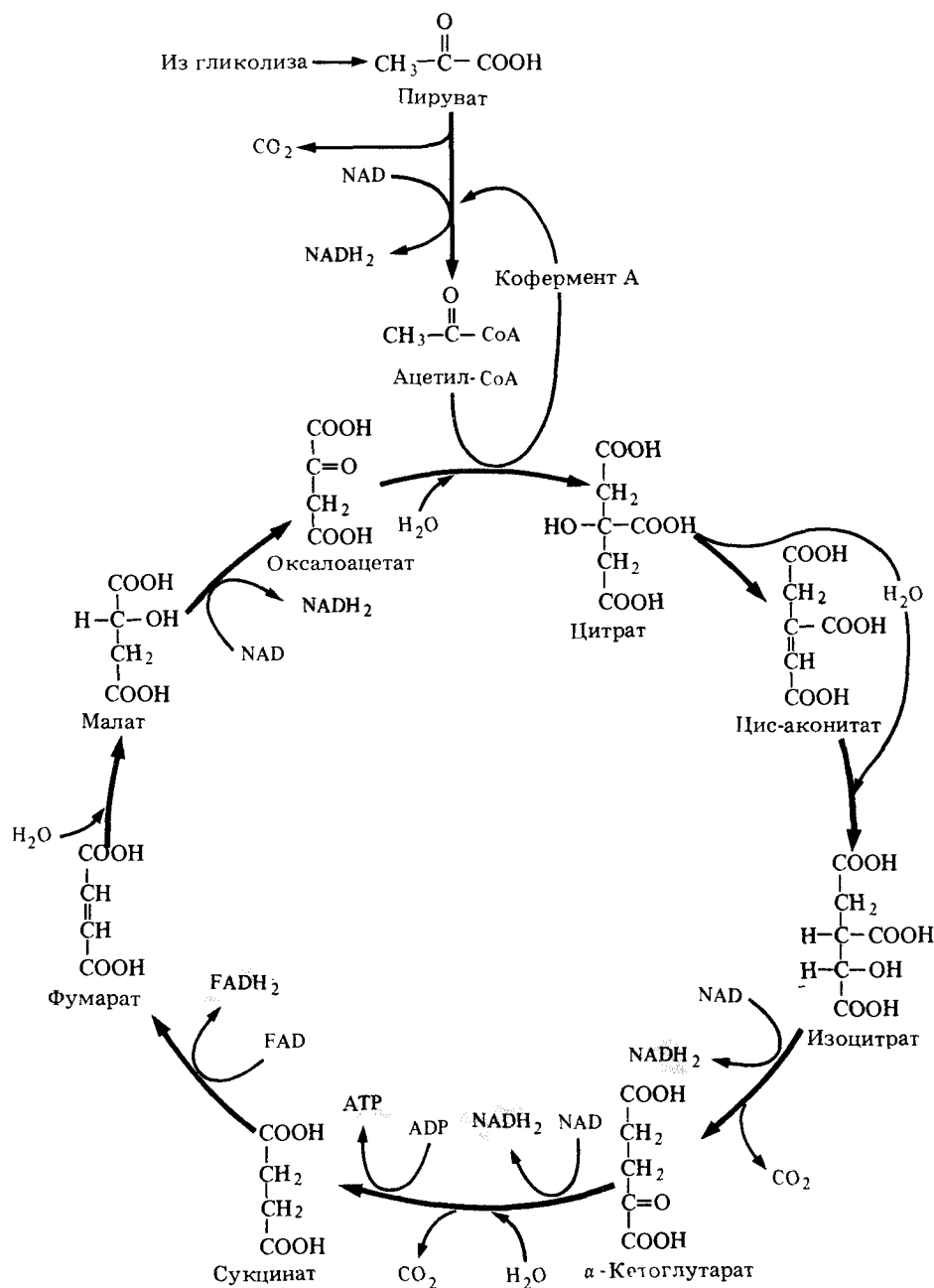


Рис. 6-6. В цикле Кребса атомы углерода ацетильной группы окисляются до двуокиси углерода, а атомы водорода направляются к переносчикам электронов. Как и в гликолизе, в цикле Кребса каждую реакцию катализирует специфический фермент

митохондрий по своей химической структуре отличаются от NAD и FAD. Некоторые из них относятся к классу соединений, называемых цитохромами. Цитохромы — это белковые молекулы, содержащие гем, т. е. железопорфириновое кольцо (рис. 6-9). Цитохромы различаются по строению белковой цепи и энергетическому уровню электронов. Цитохромы переносят только электроны, без протонов.

Содержащие негеминное железо белки представляют собой другие компоненты электротранспортной цепи. Железо в этих белках соединено не с порфириновым кольцом, а с сульфидом и с атомами серы аминокислоты цистеина, входящей в состав белковой цепи (рис. 6-10). Подобно цитохромам, белки, содержащие железо и серу, переносят электроны, но не протоны.

Третьим важным компонентом электротранспортной

цепи являются хиноны (рис. 6-11). Хиноны — это наиболее распространенные компоненты цепи.

В противоположность цитохромам или белкам, содержащим железо и серу, хиноны переносят эквивалент атома водорода. За счет чередования транспорта электронов между компонентами цепи, переносящими или не переносящими протоны с электронами, обеспечивается перенос протона через мембрану. Например, когда молекула хинона захватывает электрон от цитохрома, она присоединяет и протон из окружающей среды. Если хинон отдает электрон следующему переносчику — цитохрому, то протон возвращается в среду. Если переносчики электронов встроены в мембрану таким образом, что протоны на одной стороне захватываются, а на другой высвобождаются, то при этом устанавливается протонный градиент. Большинство хинонов

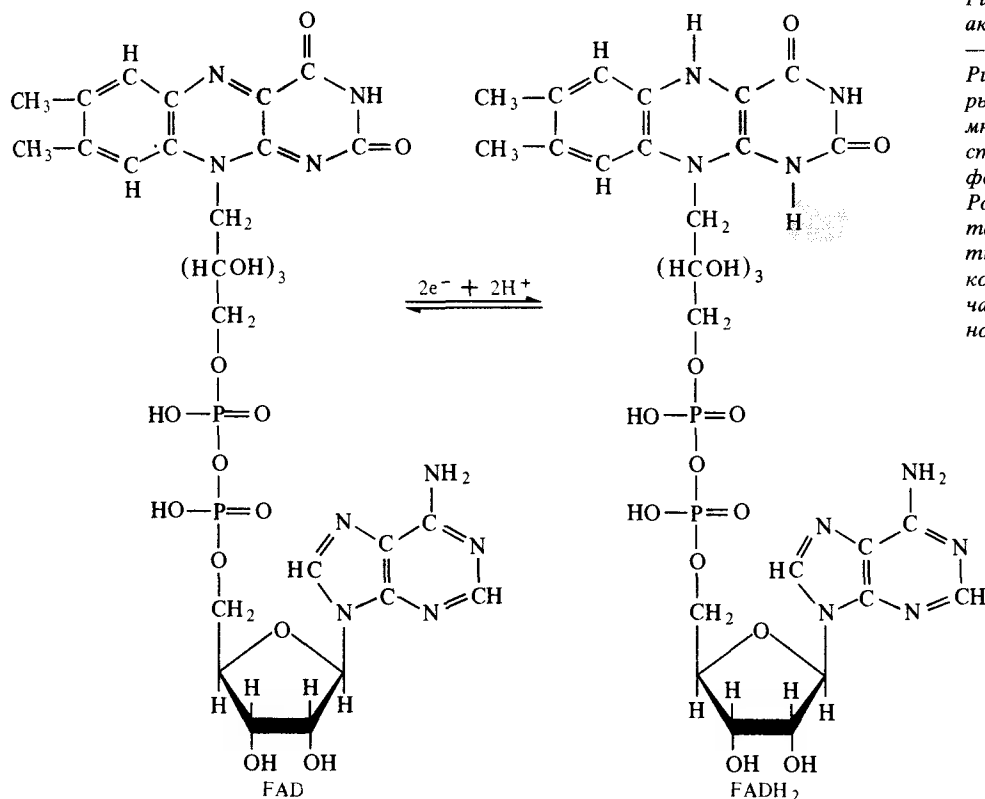


Рис. 6-7. Флавинадениндинуклеотид, акцептор электрона: окисленная форма — FAD, восстановленная — FADH₂. Рибофлавин — это витамин B₂, который синтезируется всеми растениями и многими микроорганизмами. Он представляет собой пигмент и в окисленной форме имеет ярко-желтую окраску. Родственное соединение, тоже акцептор электрона — флавиномононуклеотид, FMN, состоит из рибофлавина и концевой фосфатной группы. Он получает электроны от NADH в электротранспортной цепи

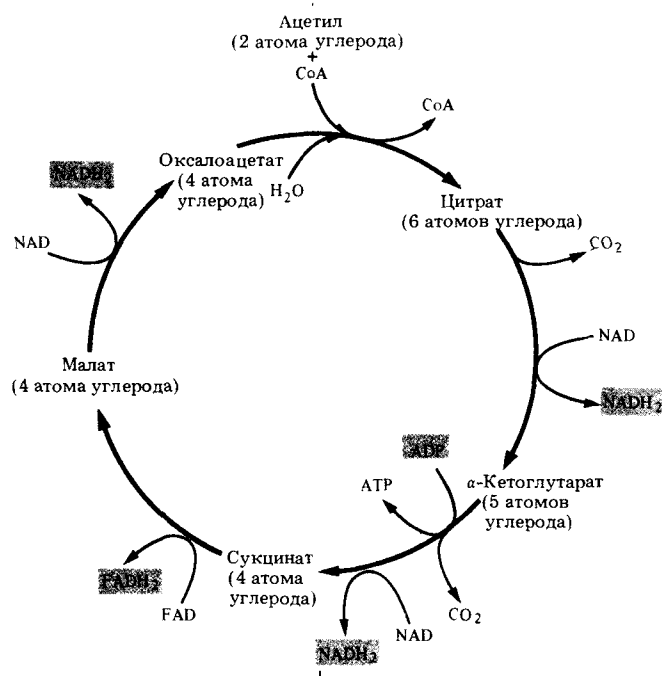


Рис. 6-8. Общая схема цикла Кребса. При окислении одной ацетильной группы за один оборот цикла образуются одна молекула ATP, три молекулы NADH₂ и одна молекула FADH₂, что и составляет энергетический выход цикла

не соединено с белками, поэтому полагают, что они способны проходить через мембрану.

В исходной точке электротранспортной цепи электроны удерживаются на NAD₂ и FADH₂. В цикле Кребса образуются две молекулы FADH₂ и шесть молекул NADH₂. Окисление пирувата до ацетил-CoA дает две молекулы

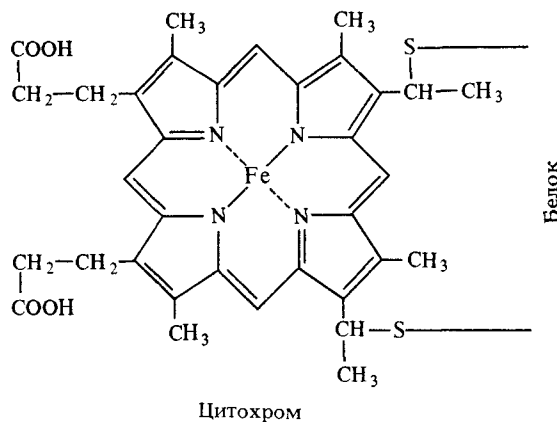


Рис. 6-9. Цитохромы — это молекулы, у которых атом железа находится в центре азотсодержащего кольца — порфирина. Порфириновое кольцо вместе с атомом железа называется гемом. Цитохромы участвуют в переносе электронов. Железо реагирует с электронами; при этом атом железа, присоединивший электрон, восстанавливается из Fe³⁺ до Fe²⁺

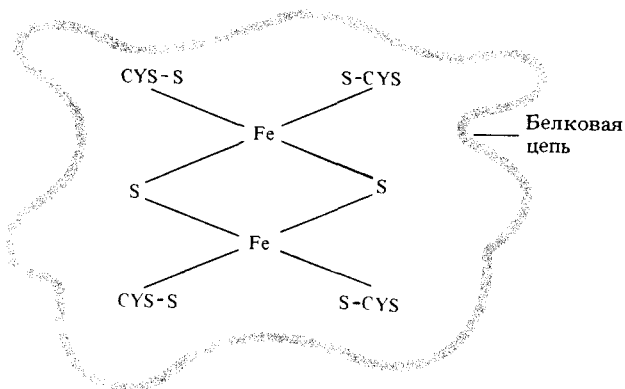


Рис. 6-10. Железосерные белки содержат связанные железо и серу. В центре растительного железосерного белка, показанного здесь, находятся по два атома железа и серы



Рис. 6-11. Кофермент Q (CoQ), жирорастворимый хинон в окисленной и восстановленной формах. Отмечены группы, переносящие атомы водорода

NADH_2 . Вспомним, что еще две молекулы NADH_2 образовались в результате гликолиза; в присутствии кислорода они транспортируются в митохондрии, где переносят электроны на флавиномононуклеотид (FMN) — акцептор электронов в электротранспортной цепи (рис. 6-7).

Когда электроны перемещаются по электротранспортной цепи с высокого энергетического уровня на более низкий, то выделяющаяся при этом энергия используется для синтеза ATP из ADP (рис. 6-12). В конце цепи электроны захватываются кислородом и объединяются с протонами (ионами водорода) с образованием молекулы воды. Каждый

раз, когда одна пара электронов проходит от NADH_2 до кислорода, образуются три молекулы ATP. Когда пара электронов поступает от FADH_2 , в котором они находятся на более низком энергетическом уровне, чем в NADH_2 , образуются две молекулы ATP.

Механизм окислительного фосфорилирования: хемиосмотическое сопряжение

Гипотеза хемиосмотического сопряжения была впервые выдвинута в 1960 г. английским биохимиком Петером Мит-

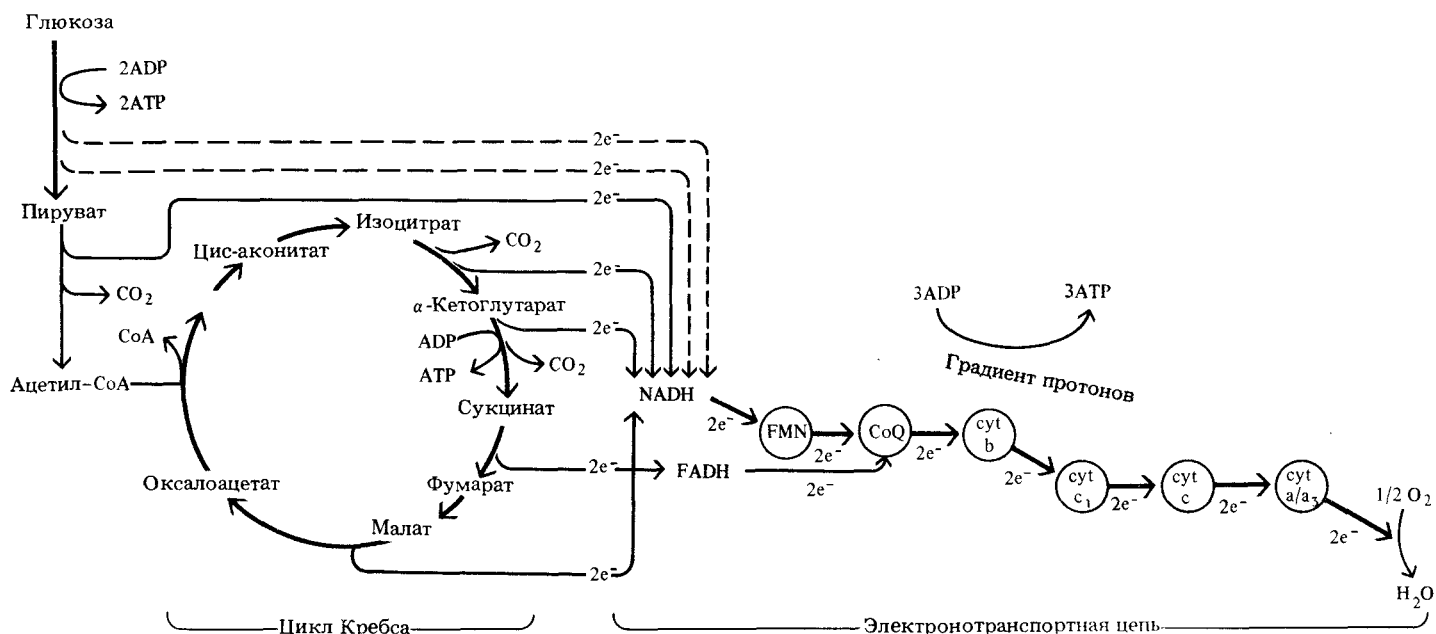


Рис. 6-12. Общая схема дыхания. Сначала глюкоза расщепляется до пирувата с образованием двух молекул ATP и восстановлением двух молекул NAD (штриховые стрелки). Пируват окисляется до ацетил-CoA, и одна молекула NAD восстанавливается (следует отметить, что в эту и последующие

реакции вовлекаются две молекулы пирувата; путь электронов указан сплошными стрелками). В цикле Кребса ацетильная группа окисляется, а акцепторы электронов, NAD и FAD, восстанавливаются. NADH_2 и FADH_2 затем отдают свои электроны на электротранспортную цепь, которая в основ-

ном представлена комплексом цитохромов (cyt). Когда электроны проходят по цитохромам «вниз», выделяется энергия, которая используется для образования ATP из ADP, как показано на рис. 6-14. Электротранспортная цепь показана здесь неполностью

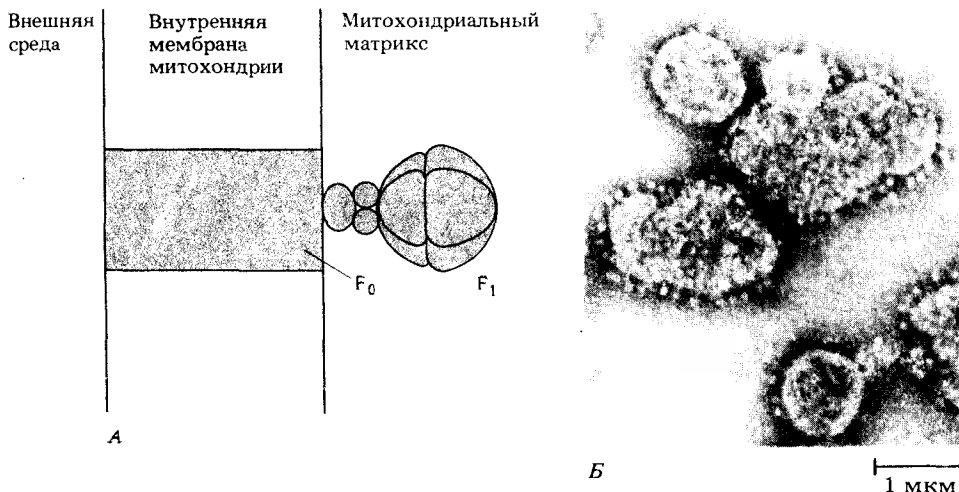


Рис. 6-13. А. Схема комплекса АТФ-синтетазы. Часть компонента F_0 погружена во внутреннюю мембрану митохондрии и проходит через нее, а компонент F_1 , который состоит из девяти субъединиц, выдается в митохондриальный матрикс. На электронной микрофотографии видны округлые структуры, выдающиеся из мембран пузырьков. Это компоненты F_1 комплексов АТФ-синтетазы

челлом (лауреатом Нобелевской премии по химии 1978 г.). В основе гипотезы лежит предположение, что окислительное фосфорилирование осуществляется благодаря протонному

градиенту (различной концентрации H^+ с двух сторон внутренней мембраны митохондрий), который появляется при транспорте электронов. Согласно этой остроумной концепции, протоны откачиваются из митохондриального матрикса во внешнее митохондриальное пространство, тогда как электроны от $NADH_2$ идут по электронотранспортной цепи, встроенной в митохондриальную мембрану. Каждая пара электронов пересекает мембрану три раза, когда передается от одного переносчика электронов к другому и в конце концов к кислороду. В результате появляется электрохимический градиент H^+ , который направляет протон обратно в матрикс через диффузионный канал в шарообразной структуре, выступающей в матрикс.

В настоящее время установлено, что канал, через который протоны возвращаются в матрикс, содержит большой ферментный комплекс, называемый АТФ-синтетазой. Он состоит из двух основных компонентов, или факторов, — F_0 и F_1 (рис. 6-13, А). Компонент F_0 встроен во внутреннюю митохондриальную мембрану, пронизывая ее насквозь; F_1 — это большая глобулярная структура, состоящая из девяти полипептидных субъединиц, соединенных с F_0 со стороны матрикса. На электронных микрофотографиях фактор F_1 выглядит как шарообразное выпячивание (рис. 6-13, Б). Компонент F_1 не может в изолированной форме синтезировать АТФ из АДФ и фосфата, но способен гидролизовать АТФ до АДФ, т. е. функционировать как АТРаза. Однако обычная его функция вместе с фактором F_0 в интактной мембране — обратная, т. е. синтез АТФ. Протоны преодолевают электрохимический градиент, существующий между наружной стороной мембраны и матриксом, когда проходят через F_0 и F_1 . Свободная энергия, которая при этом выделяется, используется для синтеза АТФ из АДФ и фосфата. Рис. 6-14 иллюстрирует механизм хемиосмотического сопряжения при окислительном фосфорилировании.

Контроль окислительного фосфорилирования

Электроны продолжают движение по электронотранспортной цепи, если имеется АДФ, доступный для синтеза АТФ. Таким образом, окислительное фосфорилирование регулируется по закону «спроса и предложения». Когда в клетке снижаются энергетические потребности, утилизируется меньше молекул АТФ, соответственно меньше молекул АДФ высвобождается и уменьшается поток электронов.

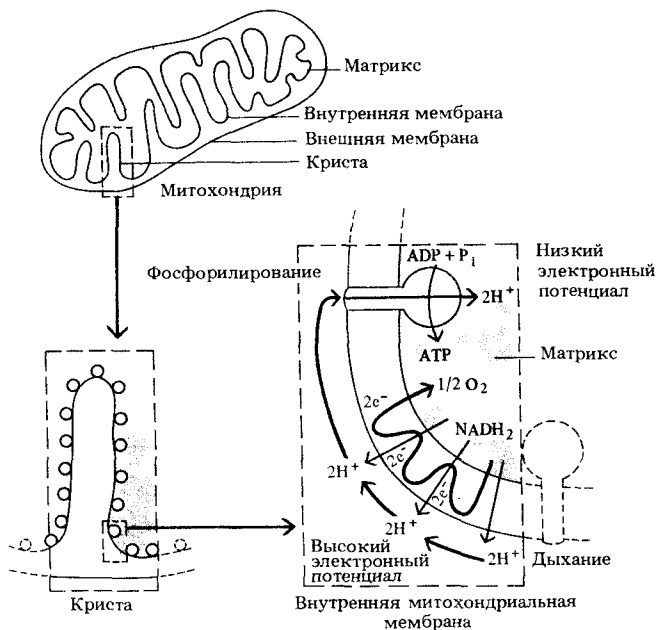


Рис. 6-14. Согласно гипотезе хемиосмотического сопряжения, протоны выкачиваются из митохондриального матрикса, когда электроны проходят по электронотранспортной цепи, входящей в состав внутренней митохондриальной мембраны. Когда протоны проходят через комплекс АТФ-синтетазы по электрохимическому градиенту, они обеспечивают энергией синтез АТФ из АДФ и фосфата. Точное число протонов, выкачиваемых из матрикса, когда пара электронов движется по цепи, не определено, как и их число, которое должно пройти через АТФ-синтетазу для образования каждой молекулы АТФ

Общий энергетический выход

Сейчас необходимо рассмотреть, как много энергии, исходно содержащейся в молекуле глюкозы, запасается в форме АТР. «Балансовая ведомость» выхода АТР представлена в табл. 6-1. В присутствии кислорода гликолиз дает две молекулы АТР и две молекулы NADH_2 (из которых может образоваться дополнительно шесть молекул АТР). Общий итог, однако, не восемь молекул АТР, как можно вычислить, а шесть. Две молекулы — это «плата» за транспорт электронов в составе двух молекул NADH_2 через митохондриальные мембраны.

Таблица 6-1. Энергетический выход при расщеплении одной молекулы глюкозы

Гликолиз:	2АТР	
	2 $\text{NADH}_2 \rightarrow 4\text{АТР}$	$\rightarrow 6\text{АТР}$
Пируват $\rightarrow$ Ацетил-СоА:	1 $\text{NADH}_2 \rightarrow 3\text{АТР}$	($\times 2$) $\rightarrow 6\text{АТР}$
Цикл Кребса:	1АТР 3 $\text{NADH}_2 \rightarrow 9\text{АТР}$ 1 $\text{FADH}_2 \rightarrow 2\text{АТР}$	($\times 2$) $\rightarrow 24\text{АТР}$

Превращение пирувата в ацетил-СоА дает две молекулы NADH_2 (внутри митохондрии) на одну молекулу глюкозы, и, таким образом, образуется шесть молекул АТР.

Цикл Кребса на каждую молекулу глюкозы дает две молекулы АТР, шесть NADH_2 и две FADH_2 : в сумме 24 молекулы АТР.

Как видно из таблицы, при окислении одной молекулы глюкозы синтезируется 36 молекул АТР. Все они, кроме двух, образуются в митохондриальных реакциях, все, кроме четырех, — при окислении NADH_2 и FADH_2 .

Общая разница в свободной энергии между исходными соединениями (глюкоза и кислород) и конечными продук-

тами (CO_2 и H_2O) составляет 686 ккал. Примерно 39%, или 263 ккал ($7,3 \times 36$), запасается в форме высокоэнергетических связей в 36 молекулах АТР (рис. 6-15).

ДРУГИЕ МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПУТИ, В РЕЗУЛЬТАТЕ КОТОРЫХ ВЫДЕЛЯЕТСЯ ЭНЕРГИЯ

Глиоксилатный цикл

Многие семена запасают жиры в качестве источника энергии, которая используется на ранних этапах прорастания. Когда жиры расщепляются до двухуглеродных единиц в виде ацетил-СоА, то ацетил-СоА становится источником энергии. В глиоксилатном цикле (рис. 6-16), который можно считать модификацией цикла Кребса, изоцитрат расщепляется на сукцинат и глиоксилат. Молекула сукцината затем окисляется в цикле Кребса, а молекула глиоксилата конденсируется с другой молекулой ацетил-СоА с образованием малата. Молекула малата тоже может вступить в цикл Кребса или окислиться до оксалоацетата, замыкая глиоксилатный цикл. Глиоксилатный цикл обнаружен у растений, дрожжей и некоторых бактерий, но отсутствует в клетках животных. В растениях глиоксилатный цикл осуществляется в микротельцах, называемых глиоксисомами. В глиоксисомах происходит и расщепление жирных кислот. Глиоксилатный цикл можно рассматривать как анаплеротический путь (анаплеро-

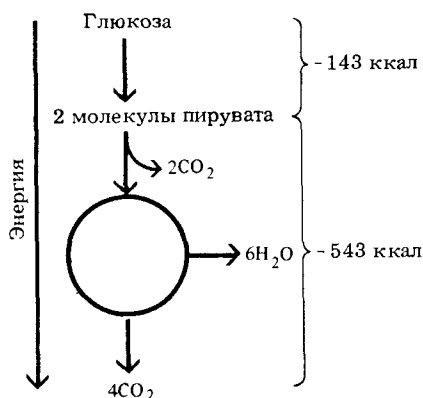


Рис. 6-15. Изменения энергии при окислении глюкозы. В результате полного расщепления молекулы глюкозы должно произойти падение энергии на 686 ккал. Из этого количества 39% (263 ккал) запасается в виде 36 молекул АТР. В то же время при анаэробном дыхании образуются только две молекулы АТР, т. е. запасается только 2% общей энергии глюкозы



Рис. 6-16. А. Глиоксилатный цикл. Две молекулы ацетил-СоА используются в каждом обороте цикла, и в результате образуются четырехуглеродные кислоты. Глиоксилатный цикл представляет собой модификацию цикла Кребса. В нем участвуют два специфических фермента: изоцитратлиаза, которая расщепляет изоцитрат на сукцинат (четыреуглеродную кислоту) и глиоксилат, а также малатсинтаза, которая конденсирует глиоксилат с ацетил-СоА с образованием другой четырехуглеродной кислоты — малата. Реакции, идущие с участием этих ферментов, обозначены разными цветами

тические пути служат источниками соединений для других путей). В данном случае глиоксилатный цикл является источником четырехуглеродных кислот, вступающих в цикл Кребса.

Пентозофосфатный путь

Растительные ткани имеют возможность помимо гликолиза окислить глюкозу по пентозофосфатному пути. Для него характерно следующее: (1) отсутствие синтеза АТФ; (2) образование пятиуглеродного сахара — рибозы, который необходим для синтеза нуклеотидов ДНК или кофакторов. Ферменты, пентозофосфатного пути в качестве кофактора используют не NAD, а NADP. NADP имеет еще одну фосфатную группу, связанную с рибозой. Образующийся NADPH₂ используется в биосинтезах и окисляется в митохондриях с образованием АТФ.

NADP аналогичен NAD, но имеет дополнительную фосфатную группу. Его биологическая роль, однако, совершенно другая. NADH₂ передает электроны другим переносчикам, которые передают их далее поэтапно на более низкий электронный уровень. В результате образуется АТФ. NADPH₂ сам служит источником энергии для тех биосинтетических процессов клетки, где необходимы значительные энергетические затраты.

Пентозофосфатный путь «обходит» те этапы гликолитического пути, где имеет место регуляция. Больные растительные ткани часто окисляют глюкозу по пентозофосфатному пути, предпочитая его гликолитическому.

АНАЭРОБНЫЕ ПУТИ

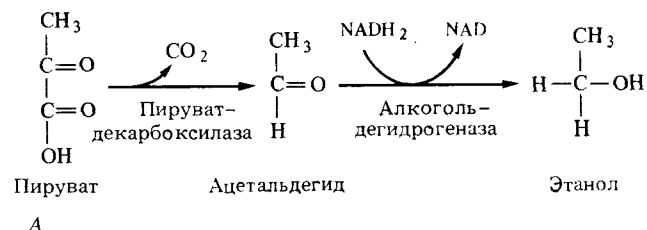
В эукариотических клетках (как у большинства бактерий) пируват образуется в аэробных условиях и полностью окисляется до углекислоты и воды. Однако в отсутствие кислорода пируват не является конечным продуктом гликолиза, поскольку NADH₂, образуемый при окислении глицеральдегид-3-фосфата, должен окислиться до NAD. Без этого гликолиз остановится, поскольку клетка лишится NAD как акцептора электронов. В ходе бескислородного, или анаэробного, процесса у многих бактерий, грибов, простейших и в животных клетках образуется молочная кислота, поэтому он и называется *молочнокислым брожением*. Например, молочная кислота образуется в мышечных клетках при энергичной работе, в частности когда легкоатлет бежит на короткие дистанции. В мышцах при образовании лактата (молочной кислоты) из глюкозы наступает «кислородная задолженность». Лактат снижает величину pH в мышцах и уменьшает тем самым способность мышечных фибрилл к сокращению, вызывая ощущение мышечной усталости. Лактат переносится в кровь, поступает в печень, где превращается в пируват, а затем в глюкозу и в гликоген.

В дрожжах и во многих растительных клетках в анаэробных условиях пируват расщепляется до этанола и CO₂. В этой ситуации NADH₂ реокисляется путем переноса электронов (и протонов) на пируват. Этому процессу предшествует удаление CO₂ (декарбоксилирование), и в результате образуются этанол и двуокись углерода вместо лактата (рис. 6-17). Поскольку основной продукт гликолиза в этих условиях — спирт, то данный процесс называют *спиртовым брожением*.

На кожице ягод винограда в виде «налета» присутствуют дрожжи. Когда обогащенный глюкозой сок винограда или

других фруктов собирают и запасают в герметически закупоренных бочках, эти дрожжевые клетки превращают фруктовый сок в вино, сбраживая глюкозу до этанола. Однако дрожжи, как все живые существа, имеют определенный порог устойчивости к алкоголю, и когда достигается критическая концентрация (около 12%), дрожжи перестают работать.

Термодинамически молочнокислое и спиртовое брожения сходны. В обоих случаях NADH₂ реокисляется, и энергетиче-



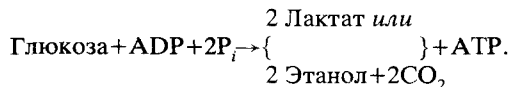
А



Б

Рис. 6-17. А. Последовательность реакций, в результате которых пируват в анаэробных условиях превращается в этанол. На первом этапе выделяется CO₂. На втором — окисляется NADH₂, а ацетальдегид восстанавливается. Большая часть энергии глюкозы остается в спирте, который является основным конечным продуктом этой цепи реакций. Однако при регенерации NAD гликолиз продолжается с малым, но иногда жизненно необходимым выходом АТФ. Б. Значение анаэробного гликолиза. Дрожжевые клетки, образующие на винограде серый налет, смешиваются с соком, который выжимают из винограда. Хранение этой смеси в анаэробных условиях приводит к тому, что дрожжи окисляют глюкозу виноградного сока до спирта. При современном изготовлении вина чистые дрожжевые культуры добавляются к относительно стерильному виноградному соку для брожения. Это лучше, чем полагаться на дрожжи, обитающие на винограде

ческий выход составляет только две молекулы АТФ. Суммарное уравнение для процесса брожения глюкозы следующее:



В результате спиртового брожения выделяется примерно 7% общей энергии, запасенной в молекуле глюкозы, т. е. 52 ккал; около 93% остается в виде двух молекул спирта. Из 52 ккал только 14,6 запасается в виде двух молекул АТФ. Таким образом, по энергетическому выходу анаэробное брожение относительно неэффективно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дыхание, или процесс полного окисления глюкозы, — это главный источник энергии для большинства клеток. Когда глюкоза окисляется в результате последовательных ферментативных реакций, часть ее энергии запасается в форме высокоэнергетических связей молекул АТФ, а остальная теряется в виде тепла.

Гликолиз — первый этап распада глюкозы, в результате которого шестуглеродная молекула глюкозы расщепляется на две трехуглеродные молекулы пирувата; при этом образуются по две новых молекулы АТФ и NADH_2 . Эти реакции происходят в основном веществе цитоплазмы.

В процессе дыхания трехуглеродные молекулы пирувата в митохондриях превращаются в двухуглеродные ацетильные группы, которые включаются в цикл Кребса. В цикле Кребса ацетильные группы последовательно окисляются до двуокиси углерода. В результате окисления каждой ацетильной группы восстанавливаются четыре акцептора электронов (три NAD и один FAD) и образуется еще одна молекула АТФ.

Заключительная стадия дыхания — это электронотранспортная цепь, состоящая из нескольких переносчиков электронов и ферментов, которые «встроены» во внутреннюю мембрану митохондрий. Электроны с высокой энергией, запасенные молекулами NAD в результате гликолиза или молекулами NAD и FAD в цикле Кребса, транспортируются по цепи переносчиков электронов «под гору» до кислорода. Большое количество энергии, которое выделяется при транспорте электронов по цепи, обеспечивает выкачивание протонов (ионы H^+) из матрикса митохондрий. Это создает

электрохимический градиент H^+ на внутренней мембране митохондрии. Когда протоны возвращаются обратно в матрикс через комплекс АТФ-синтетазы, выделяемая энергия используется для синтеза АТФ из ADP и фосфата. В результате расщепления молекулы глюкозы образуется 36 молекул АТФ (большинство из них — в митохондриях).

В отсутствие кислорода пируват может превратиться либо в молочную кислоту (у многих бактерий, грибов или животных клеток), либо в этанол и CO_2 (в дрожжах или в клетках растений). Анаэробный процесс, называемый брожением, дает две молекулы АТФ на каждую молекулу глюкозы (две молекулы пирувата).

ПРИЛОЖЕНИЕ

БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ

У большинства организмов энергия, запасенная в АТФ, используется для нужд клетки. У некоторых, однако, химическая энергия иногда превращается в световую. Биолюминесценция, возможно, случайный, побочный продукт энергообмена у большинства люминесцентных организмов, таких, как грибы *Mycena lux-coeli*, показанные на фотографии, сделанной при их собственном свете. У других люминесцентных организмов, например у светлячков, свечение служит сигналом для полового партнера, и таким образом биолюминесценция выполняет полезную функцию.



Глава 7

Фотосинтез

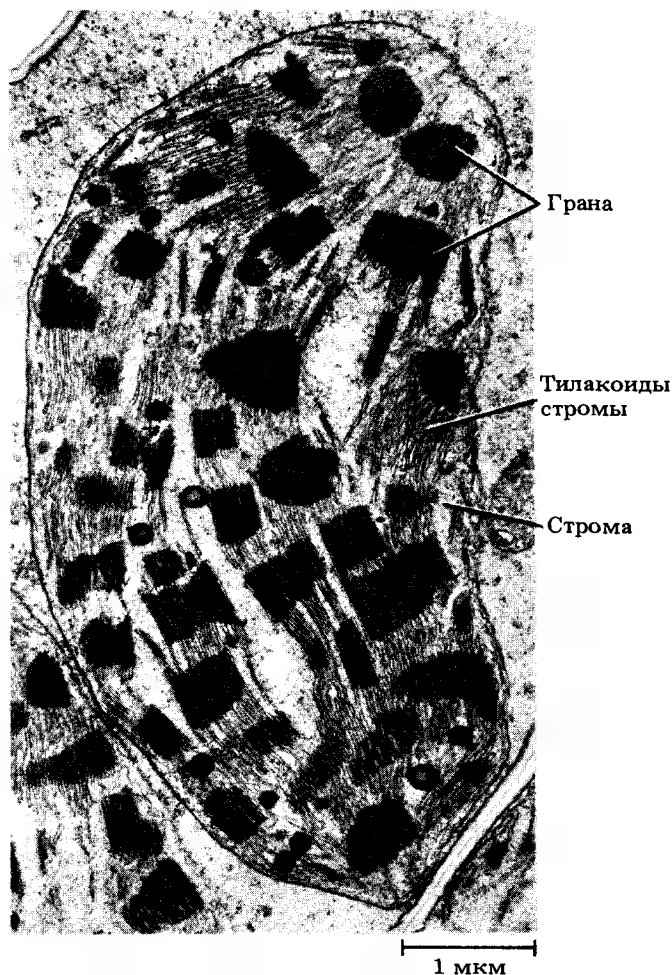


Рис. 7-1. У эукариотических организмов процесс фотосинтеза происходит в хлоропластах. Световые реакции осуществляются в тилакоидах, где обнаружены молекулы хлорофиллов и других пигментов. В хлоропластах тилакоиды упакованы в дископодобные стопки, называемые гранами. Серия реакций, с помощью которых энергия переносится к углеводосодержащим соединениям, происходит в строме, которая окружает тилакоиды

В предыдущей главе мы описали процесс расщепления углеводов, который поставляет энергию, необходимую для деятельности живых систем. Теперь мы опишем способ, с помощью которого энергия, поступающая от Солнца в виде света, поглощается и преобразуется в химическую энергию.

Процесс фотосинтеза — это основной путь, по которому практически вся энергия входит в нашу биосферу. Каждый год в процессе фотосинтеза на земном шаре образуется более 150 млрд. т сахара. Значение фотосинтеза, однако, не ограничивается производством этого продукта. Без притока энергии от Солнца, в основном преобразуемой в хлоропластах эукариотических клеток (рис. 7-1), жизнь на нашей планете, постепенно подчиняясь неумолимому второму закону термодинамики, вероятно, прекратилась бы навсегда.

ОБЩИЙ ОБЗОР ФОТОСИНТЕЗА

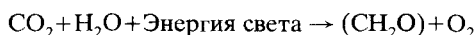
Значение фотосинтеза не осознавалось до сравнительно недавнего времени. Аристотель и другие ученые Греции, наблюдая, что жизненные процессы животных зависят от потребления пищи, полагали, что растения добывают свою «пищу» из почвы.

Немногим более 300 лет назад в одном из первых тщательно продуманных биологических экспериментов голландский врач Ян Баптист ван Гельмонт (1577—1644) представил первое доказательство того, что не одна почва кормит растение. Ван Гельмонт выращивал маленькое дерево ивы в глиняном горшке, добавляя в него только воду. Через пять лет масса ивы увеличилась на 74,4 кг, в то время как масса почвы уменьшилась только на 57 г. На основании этих данных ван Гельмонт сделал вывод о том, что все вещества растения образуются из воды, а не из почвы и воздуха!

В конце XVIII в. английский ученый Джозеф Пристли (1733—1804) сообщил, что он «случайно обнаружил метод исправления воздуха, который был испорчен горением свечей». 17 августа 1771 г. Пристли «поместил живую веточку мяты в закрытый сосуд, в котором сгорела восковая свеча», а 27-го числа того же месяца обнаружил, что «другая свеча снова могла гореть в этом же сосуде». «Исправляющим началом, которым для этих целей пользуется природа, — полагал Пристли, — было растение». Он расширил свои наблюдения и скоро показал, что воздух, «исправляемый» растением, не был «совсем неподходящим для мыши». Опыты Пристли впервые позволили логически объяснить, почему воздух на Земле остается «чистым» и может поддерживать жизнь, несмотря на горение бесчисленных огней и дыхание множества животных. Приведем цитату из речи, которую он произнес, когда его награждали медалью за открытие: «Благодаря

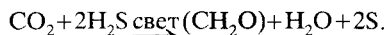
этим открытиям мы уверены, что растения произрастают не напрасно, а очищают и обогащают нашу атмосферу». Сегодня мы объяснили бы опыты Пристли, просто сказав, что растения поглощают углекислоту, образуемую при сжигании или в процессе дыхания животных, а животные в свою очередь вдыхают кислород, выделяемый растениями.

Позднее голландский врач Ян Ингенхауз (1730—1799) подтвердил работу Пристли и показал, что воздух «исправляется» только на солнечном свете и только зелеными частями растения. В 1796 г. Ингенхауз предположил, что углекислота разлагается при фотосинтезе с образованием углерода и кислорода, а кислород выделяется в виде газа. Впоследствии было обнаружено, что соотношение атомов углерода, водорода и кислорода в сахарах и крахмале таково, что один атом углерода приходится на одну молекулу воды (CH_2O), на что и указывает слово «углеводы». Таким образом, в суммарном уравнении фотосинтеза

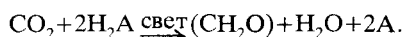


считалось общепринятым, что углеводы образуются из углерода и воды, а кислород выделяется из углекислоты. Эта вполне разумная гипотеза была широко признана, но, как позднее выяснилось, она была совершенно неверной.

Исследователем, который опроверг эту общепринятую теорию, был Корнелис ван Ниль из Станфордского университета, который, будучи еще студентом-дипломником, исследовал метаболизм различных фотосинтезирующих бактерий. Одна группа таких бактерий, а именно пурпурные серные бактерии, восстанавливает углерод до углеводов, но не выделяет кислород. Пурпурным серным бактериям для фотосинтеза необходим сероводород. В результате фотосинтеза внутри бактериальных клеток накапливаются частицы серы (рис. 7-2). Ван Ниль обнаружил, что для этих бактерий уравнение фотосинтеза может быть записано следующим образом:

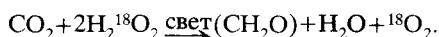


Этот факт не привлекал внимания исследователей до тех пор, пока ван Ниль не сделал смелого обобщения и не предположил следующее суммарное уравнение фотосинтеза:

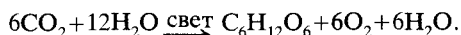


В этом уравнении H_2A представляет собой либо воду, либо другое окисляемое вещество, например сероводород или свободный водород. У водорослей и зеленых растений H_2A — это вода (рис. 7-3). Короче говоря, ван Ниль предположил, что вода, а не углекислота разлагается при фотосинтезе.

Эта блестящая идея, выдвинутая в 30-е годы, экспериментально была доказана позднее, когда исследователи, используя тяжелый изотоп кислорода ($^{18}\text{O}_2$), проследили путь кислорода от воды до газообразного состояния:



Таким образом, для водорослей или зеленых растений, у которых вода служит донором электронов, суммарное уравнение фотосинтеза записывается следующим образом:



Около двухсот лет назад, как упоминалось выше, было обнаружено, что для процесса, называемого сейчас фотосинтезом, необходим свет. В настоящее время известно, что фотосинтез проходит в две стадии, но только одна из них — на свету. Доказательства двухстадийности процесса впервые были

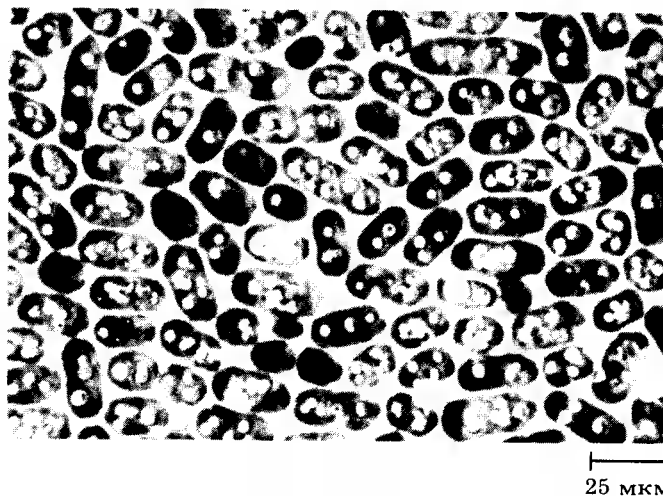


Рис. 7-2. Пурпурная серобактерия. В этих клетках сероводород играет ту же роль, что и вода в процессе фотосинтеза у растений. Сероводород расщепляется, а выделяемая сера аккумулируется в виде глобул, видимых внутри клеток

получены в 1905 г. английским физиологом растений Ф. Ф. Блэкменом, который исследовал влияние освещенности и температуры на скорость фотосинтеза.

На основании экспериментов Блэкмен сделал следующие выводы: (1) Имеется одна группа светозависимых реакций, которые не зависят от температуры. Скорость этих реакций в диапазоне низких освещенностей могла возрастать с увеличением освещенности (рис. 7-4, А), но не с увеличением температуры (рис. 7-4, Б). (2) Имеется вторая группа реакций, зависящих от температуры, а не от света. Оказалось, что обе группы реакций необходимы для осуществления фотосинтеза. Увеличение скорости только одной группы реакций усиливает скорость всего процесса, но только до того момента, пока вторая группа реакций не начнет задерживать первую (т. е. становится лимитирующей). После этого необходимо ускорить вторую группу реакций, чтобы первые могли проходить без ограничений.

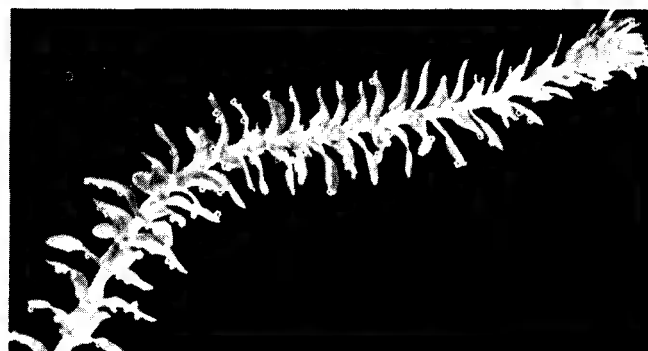


Рис. 7-3. На листьях элодеи под водой — пузырьки кислорода, одного из продуктов фотосинтеза. Ван Ниль первым высказал предположение, что кислород, выделяющийся при фотосинтезе, образуется в результате расщепления воды, а не распада двуокиси углерода

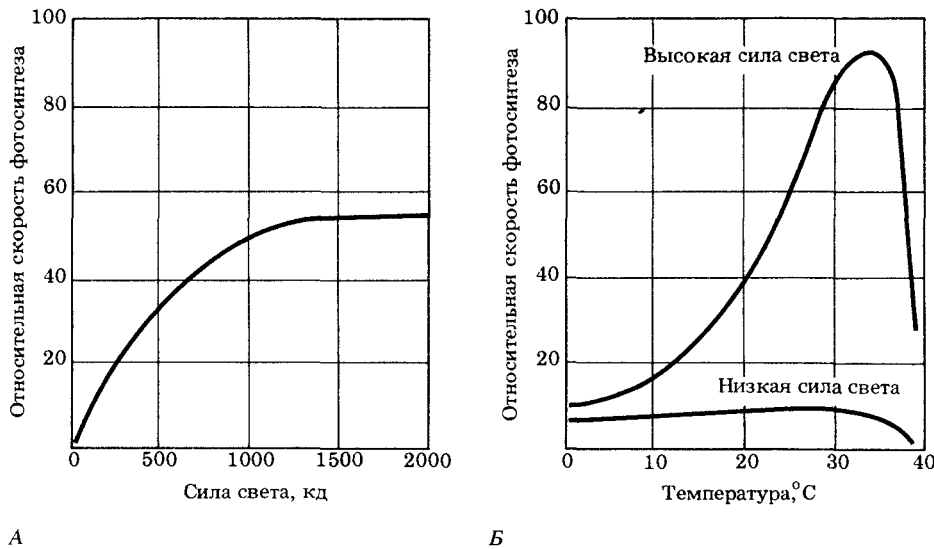


Рис. 7-4. А. При слабой освещенности ее увеличение ускоряет фотосинтез, но при высокой освещенности дальнейшее увеличение не дает эффекта. Кривая, представленная здесь, показывает, что существует другой фактор, который лимитирует скорость фотосинтеза в данном эксперименте. Обычно концентрация CO_2 ограничивает фотосинтез. Б. При низкой интенсивности освещения увеличение температуры не повышает скорость фотосинтеза (нижняя кривая). При высокой интенсивности, однако, увеличение температуры оказывает значительный эффект (верхняя кривая). На основании этих данных Блэкмен сделал заключение, что фотосинтез представляет собой совокупность как светозависимых, так и независимых от света реакций

Таким образом, было показано, что обе стадии светозависимы: и «световая», и «темновая». Важно помнить, что темновые реакции нормально проходят на свету и нуждаются в продуктах световой стадии. Выражение «темновые реакции» просто означает, что свет как таковой в них не участвует.

Скорость темновых реакций возрастает с увеличением температуры, но только до 30°C , и затем начинает падать. На основании этого факта предположили, что темновые реакции катализируются ферментами, поскольку скорость ферментативных реакций, таким образом, зависит от температуры. Впоследствии оказалось, что данный вывод был сделан правильно.

На первой стадии фотосинтеза (световые реакции) энергия света используется для образования АТФ (из АДФ) и высокоэнергетических переносчиков электронов. На второй стадии фотосинтеза (темновые реакции) энергетические продукты, образовавшиеся в световых реакциях, используются для восстановления CO_2 до простого сахара (глюкозы). Таким образом, химическая энергия переносчиков запасается в удобной для транспорта и хранения форме; в то же время углеводы, образовавшиеся в световых реакциях, представляют собой структурные компоненты клетки. Превращение CO_2 в органические соединения называют *фиксацией углерода*.

СВЕТОВЫЕ РЕАКЦИИ

Роль пигментов

Первый этап преобразования световой энергии в химическую — это поглощение света. *Пигмент* представляет собой соединение, которое поглощает видимый свет. Некоторые пигменты поглощают свет любой длины волны и поэтому кажутся черными. Другие — свет только определенной длины волны, а остальной пропускают или отражают. Хлорофилл — это пигмент, который обуславливает зеленый цвет листьев; он поглощает в основном фиолетовые и синие лучи, а также красный свет, при этом отражая зеленый (поэтому он и кажется зеленым).

Спектр поглощения хлорофилла представлен на рис. 7-5 (спектр поглощения характеризует долю энергии поглощенного света в зависимости от длины волны).

Доказательство того, что хлорофилл — это основной пигмент, участвующий в фотосинтезе, заключается в сходстве

его спектра поглощения со спектром действия фотосинтеза (рис. 7-6). *Спектр действия* определяет относительную эффективность различных длин волн света для таких светозависимых процессов, как фотосинтез, цветение, фототропизм (изгибание растения по направлению к свету). Сходство спектра поглощения пигмента и спектра действия процесса считается доказательством того, что именно данный пигмент обеспечивает осуществление этого процесса (рис. 7-7).

Когда пигменты поглощают свет и электроны поднимаются на более высокий энергетический уровень, дальнейшие события могут развиваться следующим образом: (1) энергия электрона рассеивается в виде тепла; (2) немедленно выделяется в виде световой энергии большей длины волны (это явление называют флуоресценцией, однако когда происходит испускание света с некоторой задержкой, то данное явление называют фосфоресценцией) или (3) энергия запасается в форме химических связей, что и происходит в процессе фотосинтеза.

Если выделить молекулы хлорофилла и осветить их, они флуоресцируют. Иными словами, молекулы пигмента поглощают световую энергию, поэтому электроны немедленно поднимаются на более высокий энергетический уровень, а затем спускаются на более низкий, при этом выделяя большую часть поглощенной энергии в виде света. Свет, поглощенный изолированными молекулами хлорофилла, не может преобразоваться в какую-либо другую форму энергии, полезную для живых систем. Хлорофилл способен преобразовать энергию света в химическую только в комплексе с определенными белками, находящимися в тилакоидах.

Фотосинтетические пигменты

Пигменты, которые участвуют в процессе фотосинтеза, — это хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины.

Обнаружено несколько форм хлорофилла, которые различаются по молекулярной структуре. Хлорофилл *a* (рис. 7-8) характерен для всех фотосинтезирующих эукариот и цианобактерий. Полагают, что это основной пигмент, участвующий в процессах фотосинтеза у данных организмов.

Сосудистые растения, мхи, зеленые и эвгленовые водоросли содержат и хлорофилл *b*. Это вспомогательный пигмент, который расширяет спектр поглощения света в процессе фотосинтеза.

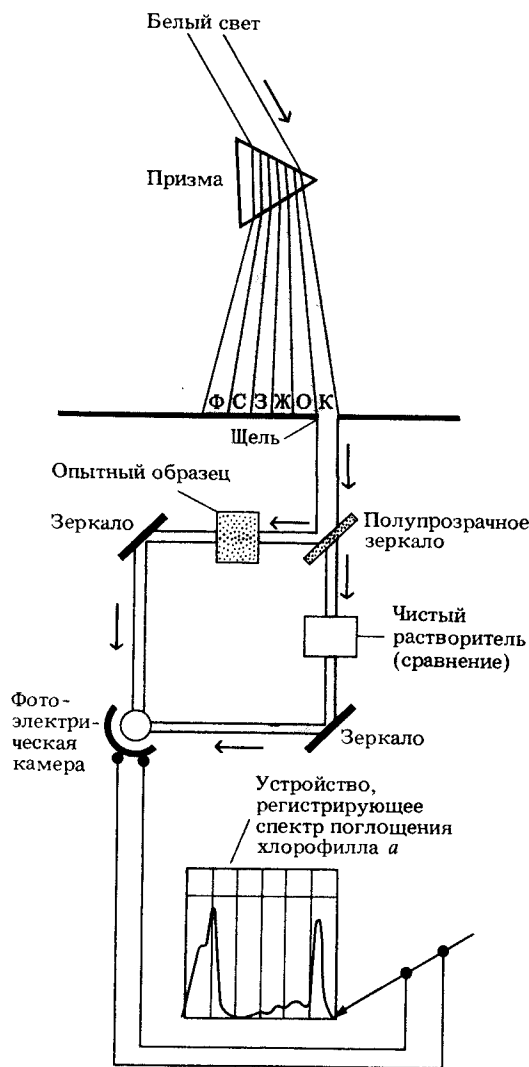


Рис. 7-5. Спектр поглощения хлорофилла *a*, измеренный на спектрофотометре. Луч света определенной длины волны направляется на исследуемый объект, и регистрируется процент света, поглощенного пигментом в опытном образце по сравнению с исходным, контрольным. При этом с помощью специального зеркала половина света отражается, а другая — пропускается. Фотоэлектрическая ячейка, соединенная с электронным устройством, регистрирует процент поглощения света любой длины волны

Когда молекула хлорофилла *b* поглощает свет, то возбужденный электрон передает свою энергию хлорофиллу *a*, который затем в процессе фотосинтеза преобразует ее в энергию химических связей. Поскольку хлорофилл *b* поглощает свет других длин волн, нежели хлорофилл *a*, то тем самым расширяется диапазон длин волн, которые могут использоваться для фотосинтеза (рис. 7-7). Содержание хлоро-



Рис. 7-6. Результаты опытов, проведенных Т. В. Энгельманом в 1882 г., позволили выявить спектр действия фотосинтеза у нитчатой водоросли. Энгельман, как и современные исследователи, определял скорость выделения O_2 , чтобы измерить скорость фотосинтеза. Однако в то время не было достаточно чувствительного прибора для определения кислорода. В качестве индикатора концентрации кислорода он выбрал бактерии, которые нуждаются в нем. Ученый заменил в световом микроскопе зеркало и диафрагму, используемые для освещения объекта, на «микроспектральный аппарат», который дает тонкие лучи света различной длины волны. Затем Энгельман поместил аппарат под микроскоп над сте-

плом с препаратом. Нитчатую водоросль он расположил параллельно спектру. Бактерии, нуждающиеся в кислороде, концентрировались в основном в том участке тела водоросли, на который падал свет, соответствующий красной и фиолетовой зонам спектра. Можно видеть, что спектр действия фотосинтеза в опытах Энгельмана соответствует спектру поглощения хлорофилла (см. рис. 7-5). Ученый сделал заключение, что фотосинтез зависит от света, поглощаемого хлорофиллом. Это прекрасный пример эксперимента, который ученые называют «элегантным», поскольку он был не только блестяще выполнен, но и просто выполнен и дал окончательный ответ на интересующий исследователя вопрос

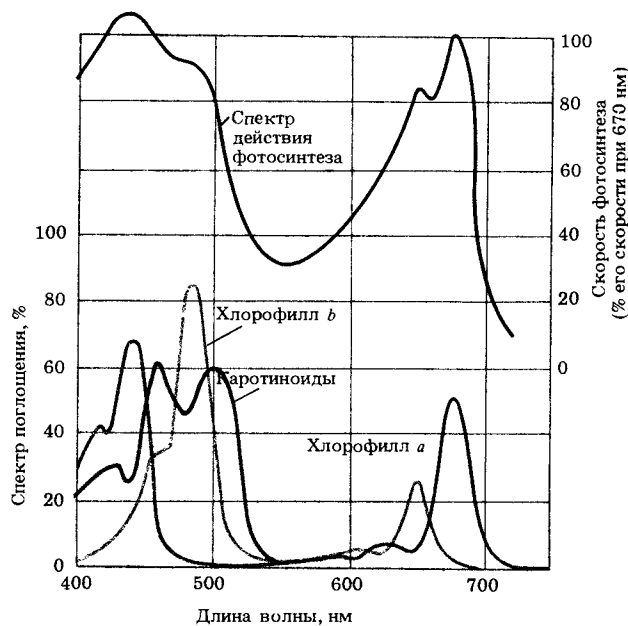


Рис. 7-7. Верхняя кривая показывает спектр действия фотосинтеза, а нижние кривые — спектры поглощения в хлоропласте хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов. Совпадение спектров свиде-

тельствует о том, что свет, поглощаемый хлорофиллами *a* и *b* и каротиноидами, используется при фотосинтезе

филла *b* в листьях зеленых растений составляет в целом 1/4 общего количества хлорофилла.

У некоторых групп водорослей, в основном бурых и диатомовых, вместо хлорофилла *b* функционирует хлорофилл *c*. Фотосинтезирующие бактерии (не цианобактерии) не могут использовать электроны воды и поэтому не выделяют кислород. Они содержат либо бактериохлорофилл (пурпур-

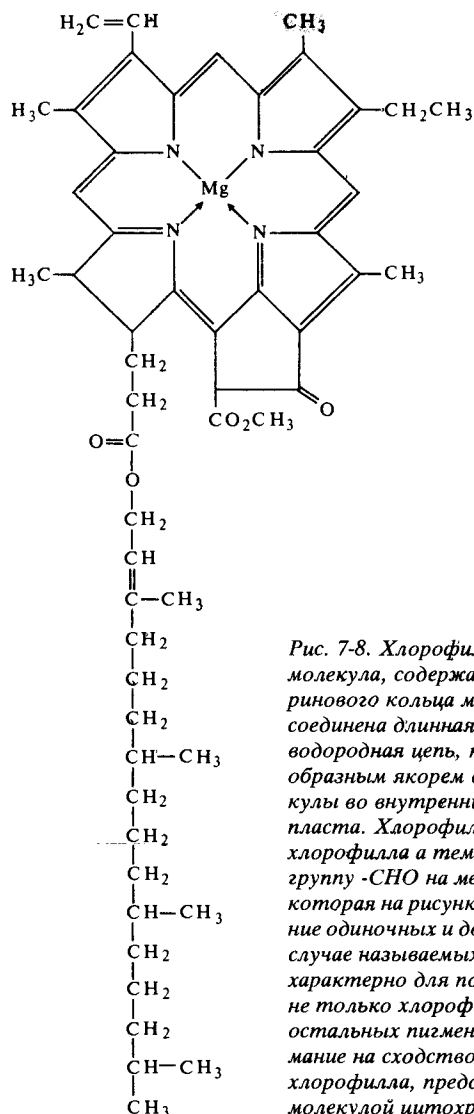


Рис. 7-8. Хлорофилл *a* — это большая молекула, содержащая в центре порфиринового кольца магний. К кольцу присоединена длинная, нерастворимая углеводородная цепь, которая служит своеобразным якорем для закрепления молекулы во внутренних мембранах хлоропласта. Хлорофилл *b* отличается от хлорофилла *a* тем, что содержит группу $-CHO$ на месте группы $-CH_3$, которая на рисунке окрашена. Чередование одиночных и двойных связей (в этом случае называемых сопряженными) характерно для порфиринового кольца не только хлорофиллов, но и всех остальных пигментов. Обратите внимание на сходство между молекулой хлорофилла, представленной здесь, и молекулой цитохрома (рис. 6-9)

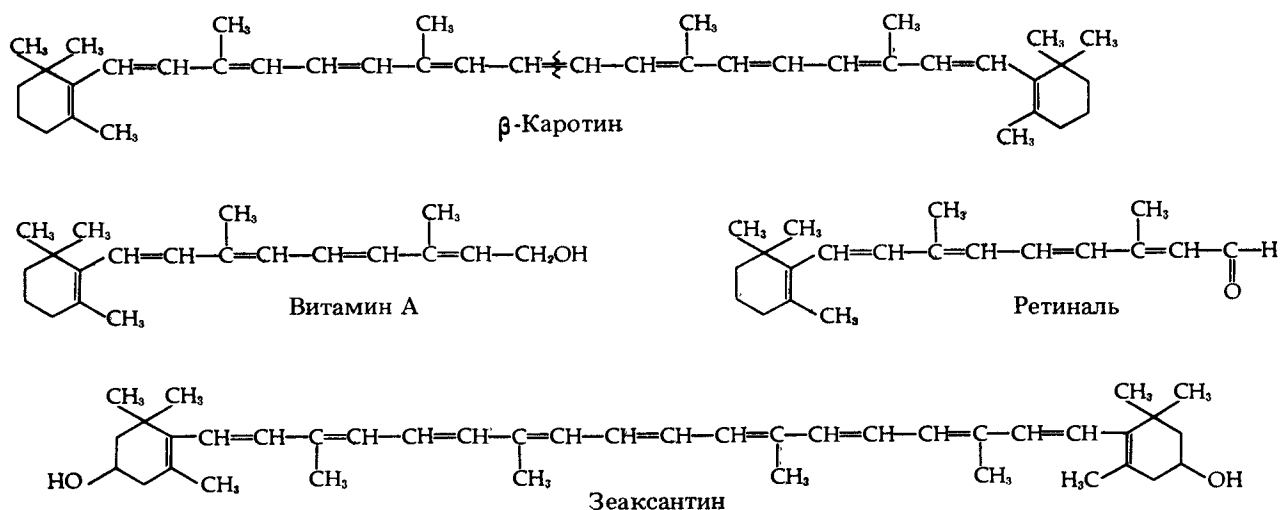


Рис. 7-9. Группа родственных каротиноидов. Расщепление молекулы бета-каротина в указанном участке приводит к образованию двух молекул вита-

мина А. Окисление витамина А дает ретиналь — пигмент, участвующий в зрении. У каротиноидов сопряженные

связи расположены в углеводных цепях. Зеаксантин — пигмент, обуславливающий желтую окраску зерен кукурузы

ные бактерии), либо хлоробиум-хлорофилл (зеленые серные бактерии). Хлорофиллы *b* и *c*, а также фотосинтетические пигменты бактерий — это химические вариации основной структуры, показанной на рис. 7-8.

В преобразовании энергии участвуют и другие типы пигментов — каротиноиды и фикобилины. Энергия, поглощенная вспомогательными пигментами, должна быть перенесена на хлорофилл *a*; заменить его в процессе фотосинтеза данные пигменты не могут.

Каротиноиды — это красные, оранжевые или желтые жирорастворимые пигменты, обнаруженные в хлоропластах и у цианобактерий. Подобно хлорофиллам, каротиноиды хлоропластов погружены в тилакоидные мембраны. В хлоропластах обычно присутствуют две группы каротиноидов — каротины и ксантофиллы (последние в отличие от каротинов содержат кислород). Бета-каротин, обнаруженный в растениях, служит основным источником витамина А, необходимого человеку и животным (рис. 7-9). В зеленых листьях каротиноиды маскируются большим количеством хлорофилла.

Фикобилины характерны для цианобактерий и хлоропластов красных водорослей. В отличие от каротиноидов фикобилины растворяются в воде.

Фотосистемы

В хлоропластах (рис. 7-1) хлорофилл и другие пигменты, погруженные в тилакоиды, собраны в функциональные единицы, называемые фотосистемами (рис. 7-10). Каждая фотосистема содержит около 250—400 молекул пигментов.

Все пигменты фотосистемы могут поглощать фотоны (частицы световой энергии, см. приложение 1 к этой главе), но только одна молекула хлорофилла данной фотосистемы может использовать поглощенную энергию в фотохимических реакциях. Эта молекула хлорофилла называется реакционным центром фотосистемы, а другие молекулы пигментов называются антенными, поскольку они, подобно антеннам, собирают свет.

Световая энергия, поглощенная молекулой пигмента, переносится на другую молекулу, пока не достигнет реак-

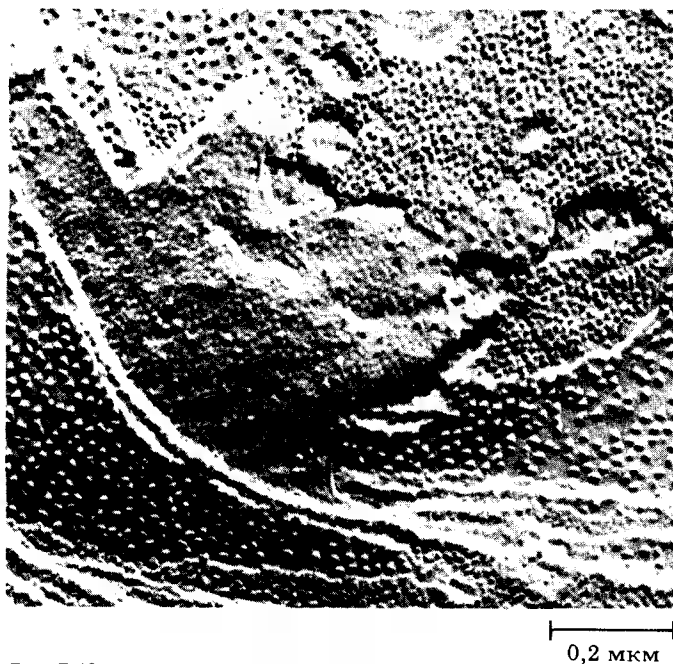


Рис. 7-10. Внутренняя поверхность тилакоида; препарат получен методом замораживания-скалывания. Полагают, что частицы, погруженные в мембраны, представляют собой структурные единицы фотосистем, участвующие в световых реакциях

ционного центра, где локализована специальная молекула хлорофилла *a*. Когда эта молекула поглощает световую энергию, электроны поднимаются на более высокий энергетический уровень и переносятся на молекулу акцептора, вызывая поток электронов. Таким образом, молекула хлорофилла окисляется и становится положительно заряженной.

Имеются доказательства существования двух типов фотосистем. В фотосистеме I реакционный центр образован специфической молекулой хлорофилла *a* и обозначается как P_{700} (P означает пигмент, от англ. pigment; 700 — оптимум поглощения, нм). Реакционный центр фотосистемы II тоже образован специфической молекулой хлорофилла *a* и обозначается P_{680} (оптимум поглощения — при 680 нм).

В целом обе фотосистемы работают синхронно и непрерывно. Однако, как будет показано ниже, фотосистема I может функционировать отдельно.

Модель световых реакций

Рис. 7-11 иллюстрирует совместную работу двух фотосистем. Согласно данной модели, энергия света входит в фотосистему II, где утилизируется реакционным центром P_{680} либо непосредственно, либо через молекулы пигментов. Когда P_{680} возбуждается, его возбужденные энергизованные электроны (парами) переносятся на молекулу акцептора (возможно, хинона), обозначаемого Q из-за его способности гасить (от англ. quench) потерю энергии на флуоресценцию возбужденного P_{680} . Затем происходит реакция, которая на сегодня недостаточно хорошо изучена. Молекула P_{680} , потерявшая свои электроны, может заменить их электронами молекулы воды. Когда электроны воды идут к P_{680} , молекула воды диссоциирует на протоны и кислород. Это светозависимое окис-

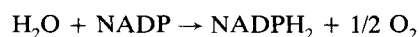
лительное расщепление молекул воды называют *фотолизом*. Ферменты, осуществляющие фотолиз воды, локализованы на внутренней стороне мембраны тилакоидов. Таким образом, фотолиз воды участвует в создании градиента протонов через мембрану. Марганец — важнейший кофактор ферментов, обеспечивающих выделение кислорода.

Электроны «спускаются» по электротранспортной цепи к фотосистеме I. Компоненты этой цепи световых реакций напоминают компоненты электротранспортной цепи дыхания; в ее состав входят цитохромы, белки, содержащие железо и серу, хиноны, а также хлорофилл и белок пластоцианин, содержащий медь. Электротранспортная цепь между фотосистемами организована так, что АТФ может образовываться из ADP и P_i , причем этот процесс аналогичен окислительному фосфорилированию, происходящему в митохондриях. В хлоропластах этот процесс называется *фотофосфорилированием* (рис. 7-12).

В фотосистеме I энергия света передает электроны от P_{700} на электронный акцептор P_{430} , который, вероятно, представляет собой железосерный белок. Следующий электронный переносчик — ферредоксин («фер» означает железо, а «редоксин» подчеркивает участие в окислительно-восстановительных реакциях) — это железосерный белок, но отличающийся от P_{430} . Ферредоксин затем передает свои электроны на кофермент NADP, который восстанавливается до $NADPH_2$; при этом окисляется молекула P_{700} . Электроны молекулы P_{700} замещаются электронами фотосистемы II.

Таким образом, на свету электроны перемещаются от воды к фотосистемам II и I и NADP. Этот односторонний поток электронов от воды к NADP называется *нециклическим потоком электронов*; образование АТФ, которое при этом происходит, называется *нециклическим фотофосфорилированием*.

Изменение свободной энергии (ΔG) для реакции



составляет 51 ккал/моль. Энергия, эквивалентная 1 моль фотонов света с длиной волны 700 нм (эквивалент 1 моль фотонов называется эйнштейном, Э), равна 40 ккал/Э. Необходимо четыре фотона для переброски двух электронов на уровень $NADPH_2$, т. е. 160 ккал. Примерно одна треть энергии запасается в форме $NADPH_2$. Общій энергетический выход нециклического потока электронов (идет 12 пар электронов от H_2O до NADP) составляет 12 АТФ и 12 $NADPH_2$.

Циклическое фотофосфорилирование

Как уже упоминалось, фотосистема I может работать независимо от фотосистемы II (рис. 7-13). В этом процессе, называемом *циклическим потоком электронов*, электроны передаются от P_{700} на P_{430} при освещении фотосистемы I. Вместо того чтобы идти к NADP, электроны идут по «запасному пути», связанному с I и II фотосистемами, и затем возвращаются в реакционный центр фотосистемы I. При этом образуется АТФ; поскольку синтез АТФ сопряжен с циклическим потоком электронов, его называют *циклическим фотофосфорилированием*. Предполагают, что это самый примитивный механизм, и, очевидно, он имеет место у некоторых фотосинтезирующих бактерий. Эукариотические клетки тоже способны синтезировать АТФ при циклическом переносе электронов. Однако при этом не происходит разложения H_2O , выделения O_2 и образования $NADPH_2$.

Полагают, что циклический транспорт электронов и

Рис. 7-11. Нециклический поток электронов и фотофосфорилирование. Эта зигзагообразная схема (Z-схема) показывает путь потока электронов от воды (внизу слева) к NADP (вверху справа) и энергетические взаимоотношения. Чтобы поднять энергию электронов от воды до уровня, необходимого для восстановления NADP до NADPH_2 , электроны должны высвободиться дважды (коричневые линии) под действием фотонов света, поглощаемого фотосистемами I и II. После этого высокоэнергетические потоки электронов спускаются по путям, указанным черными стрелками. Процесс фотофосфорилирования ADP с образованием ATP сопряжен с потоком электронов в электронотранспортной цепи, связывающей фотосистему II с фотосистемой I (рис. 7-12). Ферредоксин является донором электронов для восстановления NADP до NADPH_2 . Кроме того, ферредоксин выполняет и другие функции в хлоропласте: он отдает свои электроны ферментам, участвующим в биосинтезе аминокислот и жирных кислот.

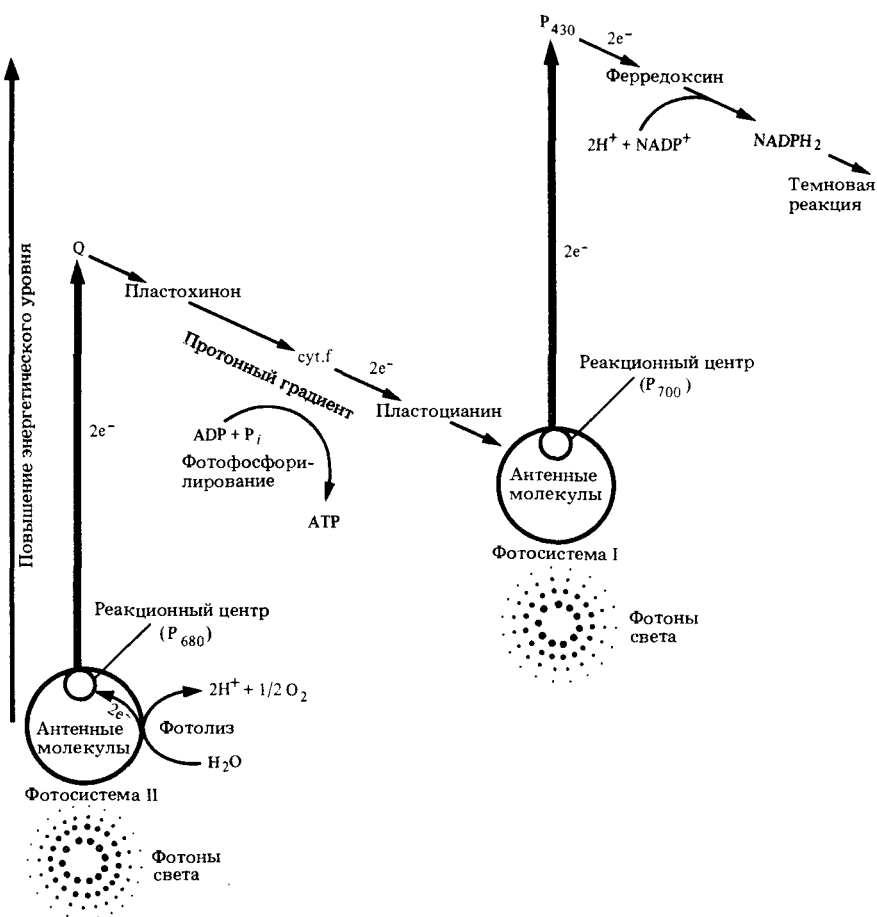
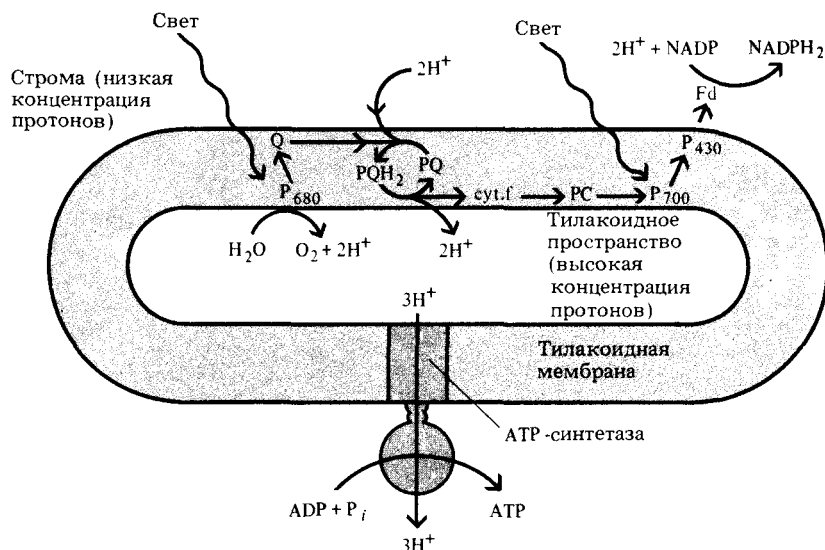


Рис. 7-12. Иллюстрация гипотезы хемиосмотического сопряжения как механизма фотофосфорилирования. Согласно гипотезе, протоны «накачиваются» через тилакоидную мембрану из стромы (внешняя среда) внутрь (тилакоидное пространство) с помощью переносчиков электронов, определенных образом расположенных в мембране. Концентрация протонов в тилакоидном пространстве увеличивается частично за счет расщепления воды, частично в результате окисления пластохинона (PQ) на внутренней стороне мембраны. Когда протоны идут обратно по градиенту из тилакоидного пространства в строму, ADP фосфорилируется до ATP с помощью ATP-синтетазы. На каждые три протона, которые проходят через ATP-синтетазу, синтезируется одна молекула ATP. PC — пластоцианин; Fd — ферредоксин.



фотофосфорилирование происходит в том случае, когда клетка с избытком снабжается восстановителем в форме NADPH_2 , но при этом требуется дополнительный ATP для других метаболических реакций.

ТЕМНОВЫЕ РЕАКЦИИ

На второй стадии фотосинтеза химическая энергия, запасенная в световых реакциях, используется для восстановления углерода. Углерод, доступный для фотосинтезирующих кле-

Рис. 7-13. Циклическое фотофосфорилирование происходит только в фотосистеме I; ATP образуется из ADP так же, как показано на рис. 7-12, но кислород при этом не выделяется и NADP не восстанавливается

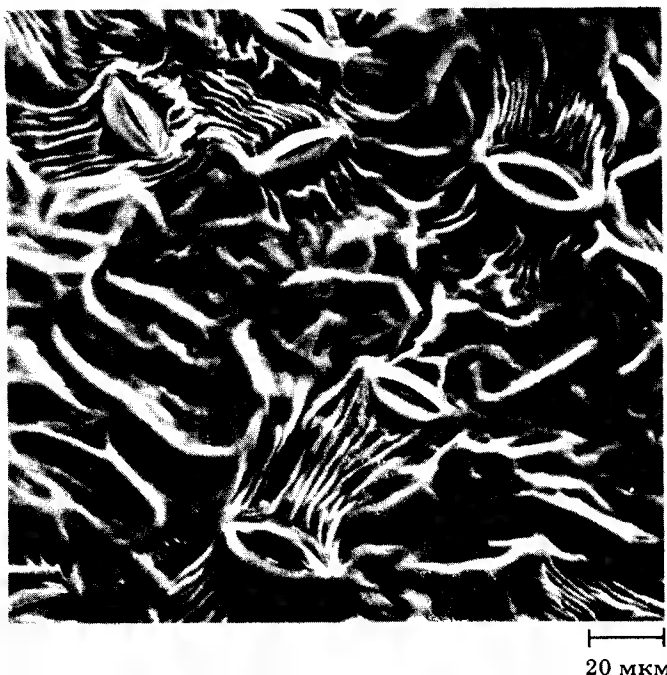
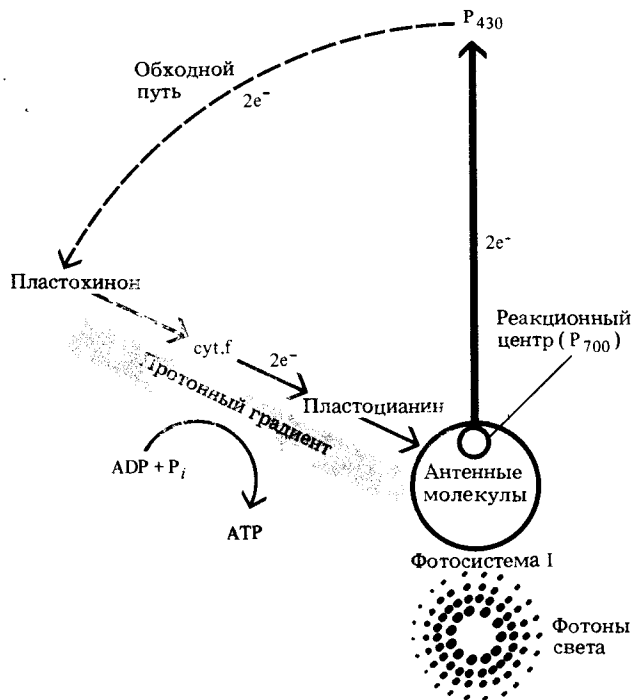


Рис. 7-14. Микрофотография (сканирующий электронный микроскоп) устьиц на нижней поверхности листа тополя (*Populus*). Углекислота поступает к фотосинтезирующим клеткам через устьица

ток, поставляется в виде двуокиси углерода. Обнаружено, что водоросли и цианобактерии усваивают двуокись углерода, растворенную в воде. У большинства растений CO_2 поступает к фотосинтезирующим клеткам через специальные отверстия, называемые устьицами, которые находятся в листьях и зеленых стеблях (рис. 7-14).

Цикл Кальвина: C_3 -путь

Восстановление углерода происходит в строме хлоропласта в цикле реакций, которые известны как цикл Кальвина (названного в честь Мелвина Кальвина, который получил Нобелевскую премию за его открытие). Цикл Кальвина аналогичен циклу Кребса, поскольку в конце цикла происходит регенерация исходного соединения.

Исходное (или конечное) соединение цикла Кальвина — пятиуглеродный сахар с двумя фосфатными группами — рибулозо-1,5-бисфосфат (РБФ). Процесс начинается, когда двуокись углерода входит в цикл и фиксируется на РБФ. Образующее при этом соединение затем расщепляется на две молекулы 3-фосфоглицерата (рис. 7-15). (Каждая молекула 3-фосфоглицерата состоит из трех атомов углерода, отсюда другое название цикла Кальвина — C_3 -путь.)

Рibuлозобисфосфаткарбоксилаза — фермент, катализирующий эти ключевые реакции, — самый распространенный в хлоропласте; его содержание составляет 15% от общего количества белка хлоропласта. (Говорят, что это самый распространенный белок в мире, можете вы сказать почему?) Данный фермент локализован на поверхности тилакоидных мембран.

Полный цикл представлен на рис. 7-16. Как и в цикле Кребса, отдельная реакция катализируется специфическим ферментом. В течение каждого оборота цикла одна молекула CO_2 восстанавливается, а молекула РБФ — регенерируется.

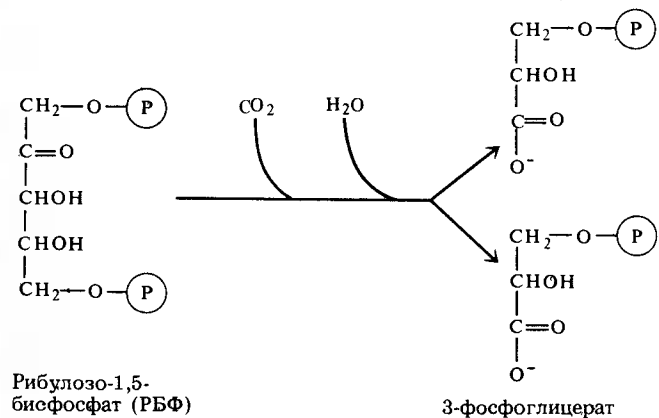
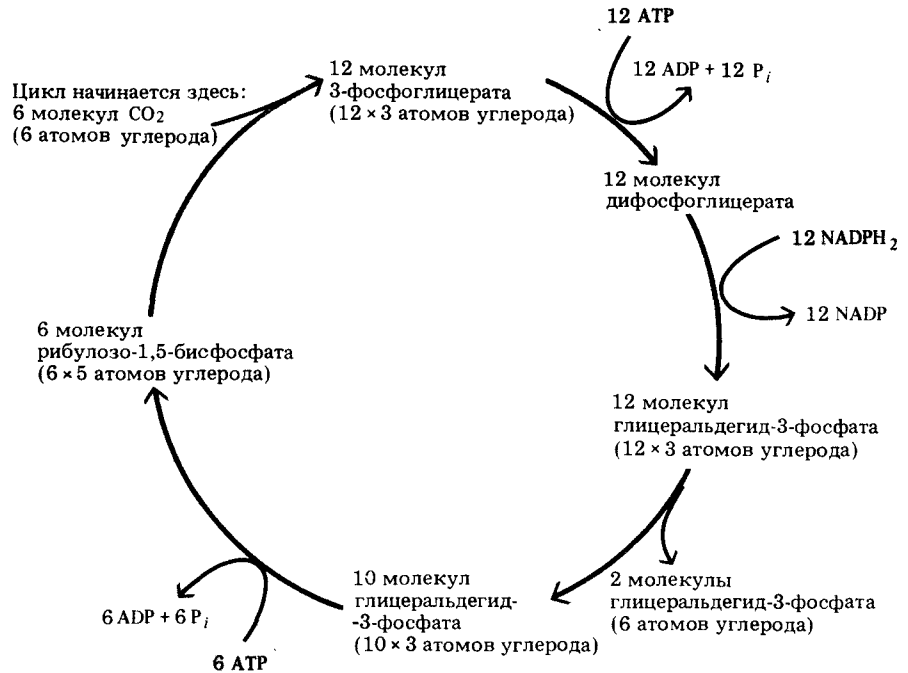
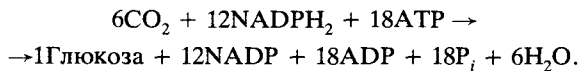


Рис. 7-15. Кальвин и его сотрудники проводили кратковременное освещение фотосинтезирующих водорослей в атмосфере радиоактивного углекислого газа ($^{14}\text{CO}_2$). Они обнаружили, что радиоактивный углерод сначала включается в рибулозо-1,5-бисфосфат, который после этого немедленно расщепляется на две молекулы 3-фосфоглицерата. Радиоактивный углерод (он обозначен другим цветом) обнаруживается затем в одной из двух образовавшихся молекул. С данной реакции и начинается цикл Кальвина

Рис. 7-16. Общий итог цикла Кальвина. При каждом обороте в цикл входит одна молекула углекислоты. Здесь показан результат шести оборотов (для синтеза двух молекул глицеральдегид-3-фосфата необходимо шесть молекул CO_2). Шесть молекул рибулозо-1,5-бисфосфата, пятиуглеродного соединения, реагируют с шестью молекулами CO_2 , образуя таким образом двенадцать молекул 3-фосфоглицерата, трехуглеродного соединения, которые затем превращаются в двенадцать молекул глицеральдегид-3-фосфата. Десять из них перераспределяются с образованием шести пятиуглеродных молекул рибулозо-1,5-бисфосфата. Оставшиеся две молекулы глицеральдегид-3-фосфата представляют собой «чистый доход» цикла Кальвина. Энергия, обеспечивающая цикл Кальвина, поставляется в форме ATP и NADPH_2 , образовавшихся в световых реакциях



ется. Шесть оборотов цикла с поглощением шести атомов углерода необходимо совершить, чтобы образовался шестиуглеродный сахар — глюкоза. Суммарное уравнение синтеза глюкозы можно записать следующим образом:



Промежуточный продукт цикла — глицеральдегид-3-фосфат. Это же соединение образуется в процессе гликолиза при расщеплении фруктозо-1,6-бисфосфата. В аналогичных, но обратных реакциях идет синтез глюкозы из глицеральдегид-3-фосфата с использованием энергии фосфатных связей.

C_4 -путь фотосинтеза

Цикл Кальвина — не единственный путь фиксации углерода в темновых реакциях. У некоторых растений первый продукт фиксации — не трехуглеродная молекула 3-фосфоглицерата, как в цикле Кальвина, а четырехуглеродное соединение — оксалоацетат (который образуется и в цикле Кребса). Растения, которые осуществляют этот путь, называются C_4 -растениями в отличие от C_3 -растений, где функционирует только цикл Кальвина. (C_4 -путь называют также циклом Хэтча — Слэка в честь австралийских физиологов растений, которые сыграли решающую роль в его открытии.)

Оксалоацетат образуется, когда CO_2 фиксируется на фос-

фоенолпировате. Эта реакция катализируется ферментом фосфоенолпируваткарбоксилазой (рис. 7-17). Оксалоацетат затем восстанавливается до малата или превращается с добавлением аминогруппы в аспартат. Эти реакции происходят в клетках мезофилла. Следующий этап поразителен: малат (или аспартат — в зависимости от вида растения) перемещается из клеток мезофилла в клетки обкладок сосудистых пучков листа, где декарбоксилируется с образованием CO_2 и пирувата. CO_2 затем вступает в цикл Кальвина, реагирует с РБФ с образованием фосфоглицерата и других промежуточных соединений цикла, в то время как пируват возвращается в клетки мезофилла, где реагирует с ATP , образуя фосфоенолпироват (рис. 7-18). Таким образом, анатомия растения способствует пространственному разделению C_4 -пути и цикла Кальвина в листьях C_4 -растений.

Два первичных карбоксилирующих фермента используют различные формы CO_2 в качестве субстрата. Рибулозобисфосфаткарбоксилаза использует CO_2 , который присутствует в клетке в концентрации около 15—20 мкМ в равновесии с воздухом. В то же время фосфоенолпируваткарбоксилаза использует гидратированную форму двуокиси углерода — HCO_3^- . При pH 8,0 HCO_3^- обнаруживается в клетке в концентрации 15—20 мкМ в равновесии с воздушной фазой. Рибулозобисфосфаткарбоксилаза найдена в хлоропластах, в то время как фосфоенолпируваткарбоксилаза находится в основном веществе цитоплазмы.

Рис. 7-17. Фиксация углекислоты по C_4 -пути. Углекислота взаимодействует с фосфоенолпироватом при участии фермента фосфоенолпируваткарбоксилазы. Образующийся в этой реакции оксалоацетат либо восстанавливается до малата, либо превращается в аспартат в реакции аминирования (добавления NH_2 -группы). Эти этапы будут рассмотрены дальше вместе с процессом выделения CO_2 , вступающего в цикл Кальвина

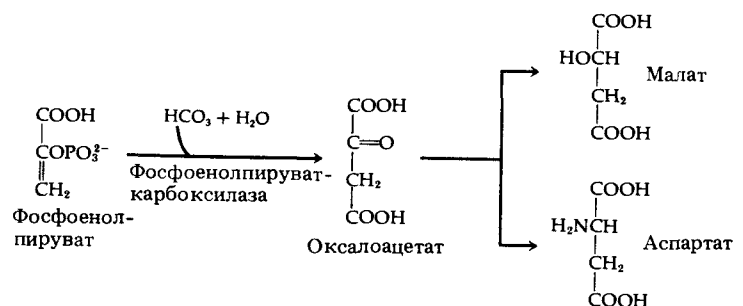
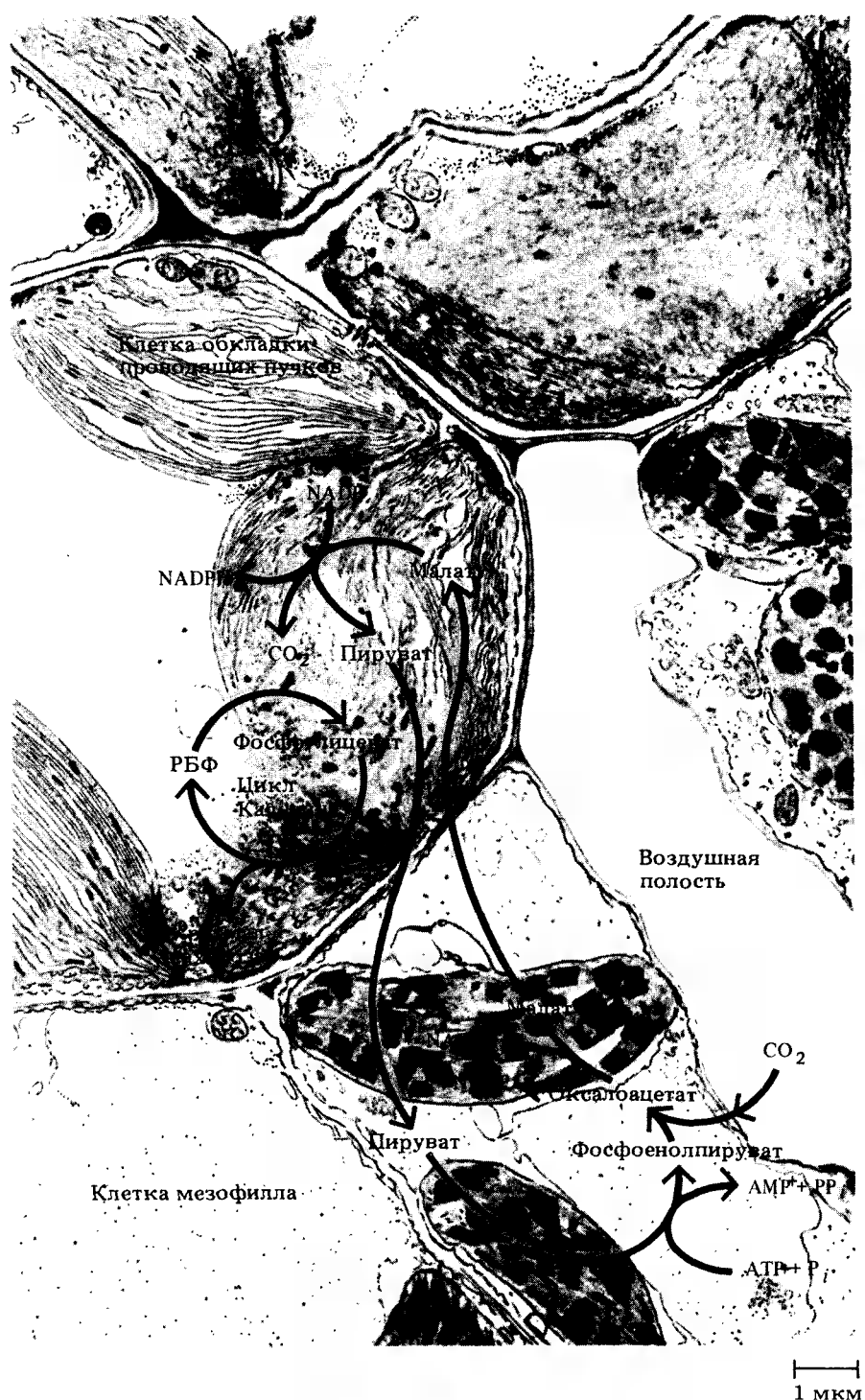


Рис. 7-18. Путь фиксации углерода у C_4 -растений. CO_2 на начальном этапе фиксируется в клетках мезофилла с образованием оксалоацетата, который быстро превращается в малат. Затем малат транспортируется в клетки обкладки, где выделяется CO_2 . Выделяемый CO_2 утилизируется в цикле Кальвина; при этом образуются крахмал и сахароза. Пируват возвращается в клетку мезофилла для регенерации фосфоенолпирувата. Здесь показан лист одного из C_4 -растений, а именно кукурузы (*Zea mays*)



Обычно листья C_4 -растений характеризуются особым расположением клеток мезофилла вокруг слоя больших клеток обкладок, поэтому вместе они образуют два concentric слоя вокруг сосудистого пучка (рис. 7-19). Эта кольцеобразная организация клеток получила название Kranz — по-немецки «венчик»).

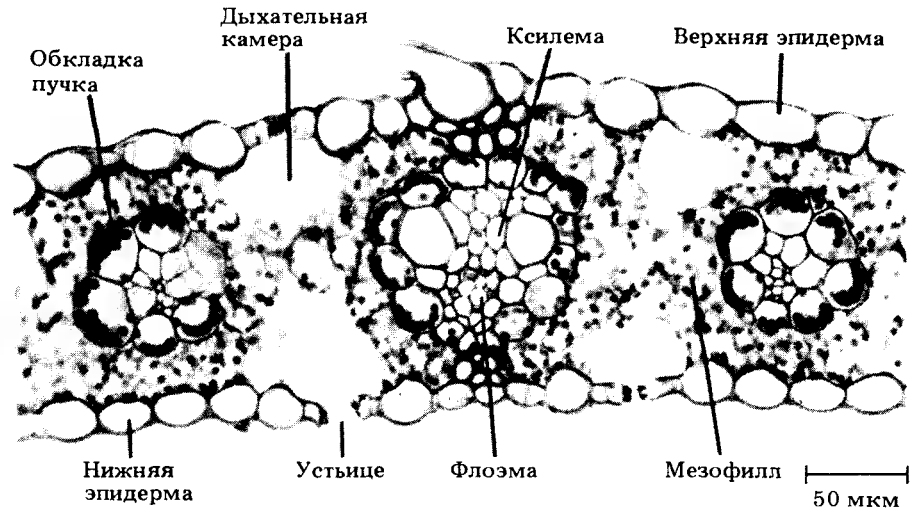
У некоторых C_4 -растений хлоропласты клеток мезофилла имеют хорошо развитые граны, в то время как в клетках обкладки граны развиты слабо или отсутствуют совсем (рис. 7-18). Кроме того, в хлоропластах клеток обкладки во

время фотосинтеза, как правило, образуются более крупные и многочисленные зерна крахмала, чем в хлоропластах мезофилла.

Эффективность C_4 -растений

Фиксация CO_2 у C_4 -растений требует более высоких энергетических затрат, чем у C_3 -растений. В C_4 -пути на каждую ассимилированную молекулу CO_2 должна образоваться молекула фосфоенолпирувата; при этом тратятся две высо-

Рис. 7-19. Поперечный срез участка листа кукурузы (*Zea mays*). Как у типичного C_4 -растения, сосудистые пучки окружены крупными, содержащими хлоропласты клетками обкладки, которые в свою очередь окружены слоем клеток мезофилла. C_4 -путь осуществляется в клетках мезофилла, а цикл Кальвина — в клетках обкладки



коэнергетические фосфатные группы АТФ. C_4 -растениям нужно затратить пять молекул АТФ на фиксацию одной молекулы CO_2 , а C_3 -растениям — только три молекулы АТФ.

Может возникнуть вопрос, почему у C_4 -растений в процессе эволюции возник такой сложный и энергетически дорогой способ обеспечения цикла Кальвина углекислотой. Это станет ясно, если уточнить, что фотосинтез у C_3 -растений всегда сопровождается фотодыханием — процессом, в ходе которого на свету потребляется кислород и выделяется CO_2 (рис. 7-20). Фотодыхание — это расточительный процесс. По сравнению с митохондриальным дыханием фотодыхание не сопровождается окислительным фосфорилированием и не дает АТФ. Более того, фотодыхание отвлекает восстановитель, образуемый в световой стадии, от биосинтеза глюкозы на восстановление кислорода. При нормальных атмосферных условиях до 50% углерода, ассимилированного при фотосинтезе у C_3 -растений, может реокисляться до CO_2 в процессе фотодыхания. Таким образом, столь активное фотодыхание у C_3 -растений ограничивает в значительной степени их эффективность, а у C_4 -растений оно практически отсутствует.

Основной субстрат, окисляемый при фотодыхании у C_3 -растений, — это гликолевая кислота. Она окисляется в пероксисомах фотосинтезирующих клеток и образуется при окислительном расщеплении рибулозобисфосфата с помощью рибулозобисфосфаткарбоксилазы — основного фермента, превращающего CO_2 в фосфоглицерат. Как это происходит?

Рибулозобисфосфаткарбоксилаза может способствовать взаимодействию РБФ либо с CO_2 , либо с O_2 . Когда концентрация CO_2 высокая, а кислорода — относительно низкая, то рибулозобисфосфаткарбоксилаза фиксирует CO_2 на РБФ с образованием фосфоглицерата. В случае низкой концентрации CO_2 и относительно высокой концентрации O_2 фермент проявляет оксигеназную активность и «сажает» O_2 на РБФ; при этом образуется фосфогликолевая кислота и фосфоглицерат вместо двух молекул фосфоглицерата, образуемых в норме при карбоксилировании. Фосфогликолевая кислота затем превращается в гликолевую кислоту — субстрат фотодыхания.

Высокая концентрация CO_2 и низкая O_2 ограничивают фотодыхание. Соответственно C_4 -растения имеют значительное преимущество перед C_3 -растениями, поскольку CO_2 ,

фиксируемый в C_4 -пути, перекачивается активно из клеток мезофилла в клетки обкладки, тем самым поддерживая высокое отношение CO_2/O_2 в участках, где сосредоточена активность рибулозобисфосфаткарбоксилазы. Это благоприятствует реакции карбоксилирования. Кроме того, цикл Кальвина и фотодыхание проходят во внутреннем слое клеток обкладок проводящих пучков, и CO_2 , выделяемый при фотодыхании, может быть рефиксирован в наружном слое клеток мезофилла в C_4 -пути, который здесь осуществляется. Таким образом, CO_2 , образующийся при фотодыхании, не выходит из листа. Более того, C_4 -растения по сравнению с C_3 -растениями лучше утилизируют внешний CO_2 ; это обусловлено тем, что фосфоенолпируваткарбоксилаза не ингибируется O_2 . В результате скорость нетто-фотосинтеза у C_4 -трав, таких, как кукуруза (*Zea mays*), сахарный тростник (*Saccharum officinale*), сорго (*Sorghum vulgare*), может быть в 2—3 раза выше, чем у C_3 -трав, таких, как пшеница (*Triticum aestivum*), рожь (*Secale cereale*), овес (*Avena sativa*) и рис (*Oryza sativa*).

C_4 -растения появились в процессе эволюции преимуще-

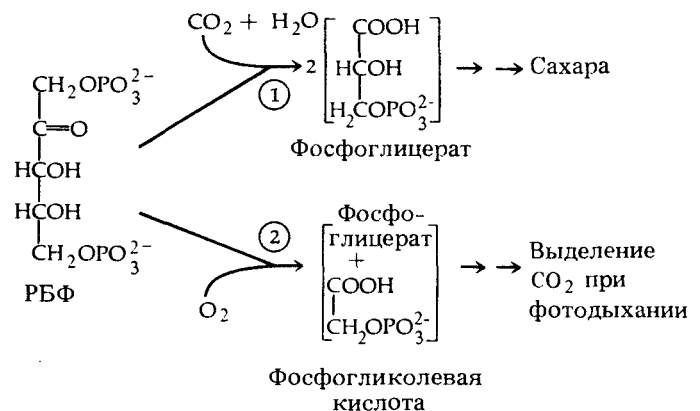


Рис. 7-20. Реакции, катализируемые рибулозобисфосфаткарбоксилазой. Для реакции 1 благоприятны высокая концентрация CO_2 и низкая концентрация кислорода. Реакция 2 обычно протекает при низкой концентрации CO_2 и высокой концентрации кислорода (нормальные условия атмосферного воздуха)

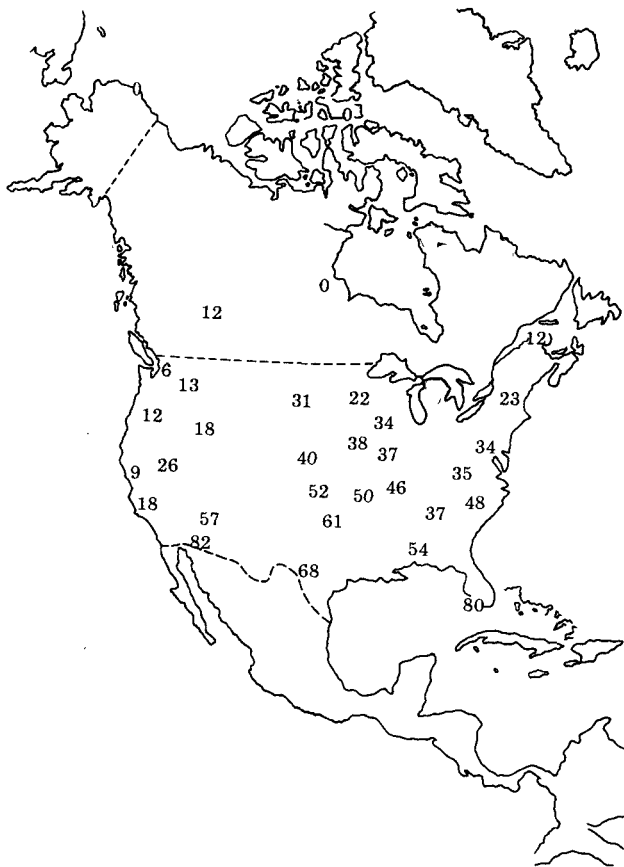


Рис. 7-21. Цифры указывают процент травянистых видов, фиксирующих CO_2 по C_4 -пути, в 32 пунктах Северной Америки. Самый высокий процент характерен для районов с высокой температурой вегетационного периода

ственно в тропиках; особенно хорошо они адаптированы к высокой инсоляции, повышенным температурам и засухе. Оптимальная температура для осуществления фотосинтеза у C_4 -растений выше, чем у C_3 -растений; C_4 -растения процветают даже при температурах, которые были бы летальны для многих C_3 -видов. C_4 -растения, обладая более эффективным способом использования CO_2 , могут достигать той же скорости фотосинтеза, что и C_3 -растения, но с меньшей потерей воды, поскольку у них может быть открыто меньшее число устьиц. Анализ географического распределения C_4 -видов в Северной Америке показывает, что в основном они наиболее многочисленны в климатических зонах с высокими температурами. Однако существуют различия между однодольными и двудольными в характере реакции на высокую температуру. Например, C_4 -злаки преобладают в районах с очень высокой температурой, приходящейся на вегетационный сезон (рис. 7-21). В то же время C_4 -двудольные широко распространены в тех районах, где вегетационный сезон характеризуется чрезмерной засушливостью.

Яркую иллюстрацию особого типа роста у C_4 -растений можно найти на газонах, которые в северных районах США состоят из C_3 -трав, таких, как мятлик луговой (*Poa pratensis*) или полевица тонкая (*Agrostis tenuis*). Росичка кровавая (*Digitaria sanguinalis*), которая часто подавляет эти темно-зеле-

ные тонколистные травы своими желтовато-зелеными широкими листьями, относится к C_4 -злакам и растет быстрее в жаркое лето, чем умеренные C_3 -злаки.

В настоящее время известно, что все растения с C_4 -фотосинтезом — это цветковые из 19 семейств (3 — однодольных и 16 — двудольных растений), однако нет семейства, которое состояло бы только из C_4 -видов. Несомненно, этот путь фотосинтеза возникал в ходе эволюции многократно и независимо.

Метаболизм по типу толстянковых

Метаболизм органических кислот по типу толстянковых, обозначаемый как САМ-метаболизм¹⁾, возник в процессе эволюции у многих суккулентных растений, включая кактусы (Cactaceae) и толстянки (Crassulaceae). Растения относят к типу САМ, если их фотосинтезирующие клетки могут фиксировать CO_2 в темноте с помощью фосфоенолпируваткарбоксилазы, образуя яблочную кислоту, которая запасается в вакуолях. В течение последующего светового периода яблочная кислота декарбоксилируется и CO_2 переносится на РБФ цикла Кальвина в пределах той же клетки. Таким образом, САМ-растения, подобно C_4 -растениям, используют и C_3 - и C_4 -путь, но отличаются от C_4 -растений тем, что для них характерно разделение этих путей только во времени, но не в пространстве, как у C_4 -растений.

САМ-растения сильно зависят от накопления углерода для фотосинтеза в ночные часы, поскольку их устьица закрыты в течение дня, чтобы предотвратить потерю воды. Это создает очевидное преимущество в условиях высокой инсоляции и нехватки воды, где обитают САМ-растения. Если все поглощение атмосферного CO_2 у САМ-растений происходит ночью, то эффективность использования воды у этих растений может быть выше, чем у C_3 - или C_4 -растений. В течение периодов продолжительной засухи некоторые САМ-растения могут держать свои устьица закрытыми и ночью, и днем, поддерживая низкую скорость метаболизма за счет рефиксации CO_2 . При этом ночью фиксируется значительное количество CO_2 в составе яблочной кислоты, а на следующий день CO_2 высвобождается и вновь фиксируется в цикле Кальвина.

САМ-метаболизм более распространен среди сосудистых растений, чем C_4 -фотосинтез. Он характерен по крайней мере для 23 семейств цветковых растений, главным образом двудольных, включая такие привычные домашние растения, как каланхоэ Дегремона (*Kalanchoë daigremontiana*), восковое дерево (*Hoya carnosa*), сансевьера цейлонская (*Sansevieria zeylanica*). Но не все САМ-растения суккуленты; два примера меньшей суккулентности — ананас (*Ananas comosus*) и бородачатый мох (*Tillandsia usneoides*); оба относятся к семейству бромелиевых (однодольные). Есть данные, что некоторые нецветковые растения проявляют признаки САМ-метаболизма, включая экзотическое голосеменное растение, *Welwitschia mirabilis* (см. рис. 18-35), полушник (*Isoetes*, рис. 17-19, 17-20) и некоторые папоротники.

Адаптивное значение фотосинтетических механизмов

Из приведенного выше обсуждения C_3 -, C_4 - и САМ-типов фотосинтеза становится очевидным, что фотосинтетический

¹⁾ По начальным буквам «Crassulacean acid metabolism» — Прим. ред.

механизм не является единственным фактором, определяющим местообитание растения. Хотя это чрезвычайно важный фактор, все три типа фотосинтетических механизмов имеют свои преимущества и недостатки, и растение может успешно бороться за существование только в том случае, когда выгода того или иного типа фотосинтеза будет перевешивать другие факторы. Например, хотя C_4 -растения в целом более устойчивы к высоким температурам и засухе, чем C_3 -виды, при температуре ниже 25°C они не могут успешно конкурировать с ними, отчасти из-за большей чувствительности к холоду. Далее, САМ-растения лучше адаптированы к суровой засухе; они запасают воду, закрывая устьица в течение дня. Однако это свойство значительно уменьшает их способность поглощать и ассимилировать CO_2 . Поэтому САМ-растения растут медленно и слабо конкурируют с C_3 - и C_4 -видами при менее экстремальных условиях. Таким образом, каждый тип фотосинтеза растений в какой-то мере становится жертвой собственного механизма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При фотосинтезе световая энергия превращается в химическую и углерод «фиксируется» в виде органических соединений.

Суммарное уравнение фотосинтеза следующее:



где H_2A представляет воду или другое соединение, которое может быть окислено, т. е. может отдать электроны.

Первый этап фотосинтеза — это поглощение энергии света молекулами пигментов. Пигменты, участвующие в фотосинтезе эукариот, включают хлорофиллы и каротиноиды, которые упакованы в тилакоиды хлоропластов в виде фотосинтетических единиц, называемых фотосистемами. Свет, поглощенный молекулами пигментов, поднимает их электроны на более высокий энергетический уровень. Молекулы пигментов упакованы в фотосистемах таким образом, что способны передавать эту энергию на специальную молекулу пигмента, называемую реакционным центром. Имеются две фотосистемы: фотосистема I и фотосистема II.

Не все фотосинтетические реакции требуют света. Совокупность реакций, которая требует света, относится к «световым реакциям», а та, которая не нуждается в свете, относится к «темновым реакциям».

Согласно общепринятой схеме световых реакций фотосинтеза, энергия света улавливается реакционным центром P_{680} фотосистемы II. Электроны от P_{680} поднимаются на более высокий уровень к электронному акцептору. Когда электроны P_{680} удаляются, они замещаются электронами молекулы воды, и образуется кислород. Пары электронов затем «спускаются» по электронотранспортной цепи к фотосистеме I; при переносе электронов возникает протонный градиент, который способствует синтезу АТФ из АДФ и фосфата (фотофосфорилирование). Тем временем световая энергия, поглощенная фотосистемой I, поступает в ее реакционный центр P_{700} . Энергизованные электроны обязательно взаимодействуют с коферментом NADP, а в P_{700} ушедшие электроны замещаются электронами из фотосистемы II. Энергия, выделяемая в световых реакциях, запасается в виде молекул NADPH_2 и АТФ, образуемого при фотофосфорилировании. Фотофосфорилирование происходит и при циклическом переносе электронов в обход фотосистемы II.

Подобно окислительному фосфорилированию, происхо-

дющему в митохондриях, фотофосфорилирование в хлоропластах — тоже хемиосмотический процесс. Когда электроны переносятся по электронотранспортной цепи от фотосистемы II к фотосистеме I, протоны выкачиваются из стромы в тилакоидное пространство, создавая градиент потенциальной энергии. Когда протоны преодолевают этот градиент, переходя из тилакоидного пространства обратно в строму, они идут через АТФ-синтазу и образуется АТФ.

В темновых реакциях, которые происходят в строме хлоропласта, используется NADPH_2 и АТФ, образуемые в световых реакциях, чтобы восстановить двуокись углерода до органического углерода. Это осуществляется в цикле Кальвина. Молекула двуокиси углерода объединяется с исходным субстратом, пятиуглеродным сахаром — рибулозо-1,5-бисфосфатом (РБФ), и в результате образуется трехуглеродное соединение — 3-фосфоглицерат. При каждом обороте один атом углерода включается в цикл. Три оборота цикла дают трехуглеродную молекулу — глицеральдегид-3-фосфат, две молекулы которого (шесть оборотов цикла) могут объединяться с образованием молекулы глюкозы. При каждом обороте цикла происходит регенерация рибулозобисфосфата.

Растения, у которых цикл Кальвина — единственный путь фиксации углерода и 3-фосфоглицерат — первый стабильный продукт ассимиляции CO_2 , называются C_3 -растениями. У так называемых C_4 -растений двуокись углерода сначала фиксируется на фосфоенолпирувате с образованием оксалоацетата — четырехуглеродного соединения. Оксалоацетат затем быстро превращается либо в малат, либо в аспартат, которые переносят CO_2 к РБФ цикла Кальвина. У C_4 -растений цикл Кальвина функционирует в клетках обкладок проводящих пучков, а C_4 -путь — в клетках мезофилла. C_4 -растения более экономно утилизируют CO_2 , чем C_3 -растения, частично благодаря тому, что фосфоенолпируваткарбоксилаза не ингибируется O_2 , и, таким образом, C_4 -растения обладают способностью поглощать CO_2 с минимальной потерей воды. Кроме того, у C_4 -растений практически отсутствует фотодыхание — процесс выделения CO_2 и поглощения O_2 на свету.

Метаболизм по типу толстянковых (САМ) обнаружен у многих суккулентных растений. У САМ-растений фиксация CO_2 фосфоенолпируваткарбоксилазой с образованием C_4 -соединений происходит ночью, когда открыты устьица. C_4 -соединения, запасенные в ночное время, затем в течение дня, когда устьица закрыты, отдают CO_2 в цикл Кальвина на РБФ. У САМ-растений и цикл Кальвина, и C_4 -путь осуществляются в одной клетке; таким образом, оба данных пути, которые в C_4 -растениях пространственно разделены, у САМ-растений разделены во времени.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

СВЕТ И ЖИЗНЬ

Почти 300 лет назад английский физик Исаак Ньютон (1642—1727) получил спектр видимого света, пропустив его луч через призму. С помощью этого эксперимента было показано, что белый свет состоит из целого ряда разных цветов — от фиолетового на одном конце спектра до красного на другом. Разделение их возможно благодаря тому, что лучи различного цвета, проходя через призму, преломляются под разными углами.

В XIX в. гениальный английский физик Джеймс Клерк Максвелл (1831—1879) установил, что видимый нами свет

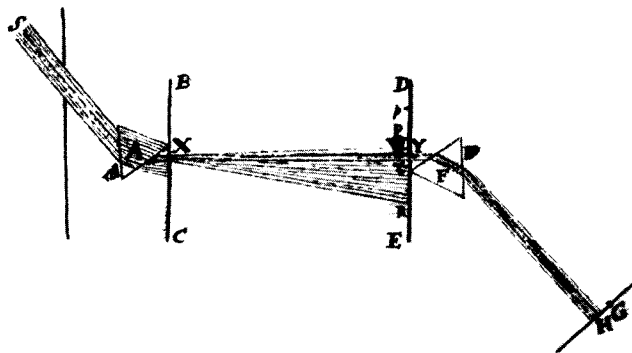
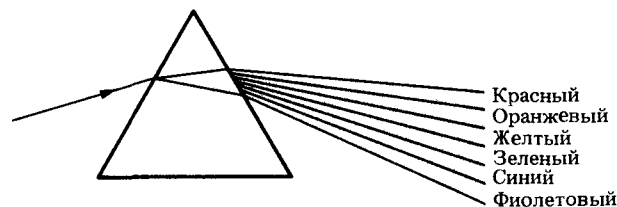


Рисунок к одной из статей Ньютона, иллюстрирующей его «ключевой эксперимент» по разложению «белого» цвета на составляющие. Солнечный свет проникает в темную комнату слева и, проходя через призму А, дает цветной спектр. Отверстие Y пропускает лучи только одного цвета. Проходя через вторую призму F, они преломляются, но не изменяют окраски. Таким образом Ньютон продемонстрировал, что сама призма не меняет цвет лучей, а просто по-разному преломляет лучи разного цвета

является лишь малой частью непрерывного спектра электромагнитных колебаний. Как показал Максвелл, вся образующая этот спектр радиация распространяется в виде волн. Их длины, т. е. расстояния от одного максимума волны до другого, варьируют в широких пределах — он нанометров у рентгеновских лучей до километров у низкочастотных радиоволн. Чем меньше длина волны, тем больше ее энергия. В видимом спектре у красного света длина волны максимальная, а у синего — минимальная. Общим свойством радиации является ее способность распространяться в вакууме со скоростью 300 000 км/с.

К 1900 г. стало ясно, что волновая теория света не всегда адекватно объясняет экспериментальные факторы. Например, в 1888 г. был поставлен на первый взгляд довольно простой опыт. Оказалось, что цинковая пластинка, облученная ультрафиолетом, приобретает положительный заряд. Вскоре было установлено, что металл заряжается, так как радиация за счет своей энергии выбивает электроны из его атомов. Впоследствии обнаружилось, что этот фотоэлектрический эффект свойствен всем металлам, причем у каждого из них он проявляется при свойственной только данному эле-



Белый свет, проходя через призму, разлагается на спектр различных цветов. Это обусловлено тем, что лучи каждого цвета слегка различаются по длине волн

менту критической длине волны. Другими словами, необходимо облучение волнами определенной или более короткой (т. е. имеющей большую энергию) длины. Гипотеза, сформулированная Бором и другими физиками, о том, что электронные орбитали атомов имеют специфические энергетические уровни, основана на этих наблюдениях.

У некоторых элементов, например натрия, калия и селена, эта критическая длина волны находится в пределах видимого спектра. Поэтому обычный свет может вызвать в них движение электронов (электрический ток). Работа электрических «глаз», открывающих, например, двери, а также фотоэкспонетров и телевизионных камер основан на этом принципе превращения световой энергии в электрическую.

Волна или частица?

Это довольно сложный вопрос. Волновая теория утверждает, что чем ярче свет, тем больше сила, «выбивающая» электроны из атомов. Однако важна длина волны, а не яркость. Даже эффект, тогда как более яркий, но с большей длиной волны его не дает. Более того, при увеличении яркости критического света возрастает число выбиваемых из металла электронов, но не скорость, с которой они покидают атомы. Чтобы увеличить ее, нужно использовать более коротковолновый свет. Кроме того, энергии нет необходимости накапливаться в металле. Даже слабый свет с критической длиной волны действует мгновенно.

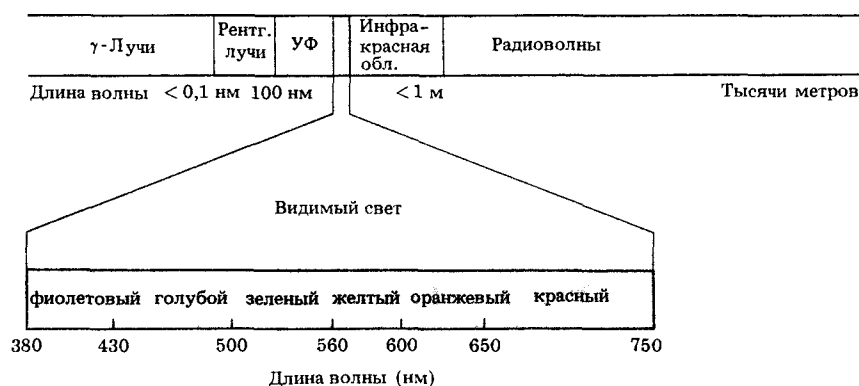
Чтобы объяснить эти явления, Альберт Эйнштейн в 1905 г. сформулировал квантовую теорию света. Согласно ей, свет состоит из частиц энергии, называемых фотонами, или квантами света. Энергия фотона (или кванта) всегда обратно пропорциональна длине световой волны, т. е. чем длиннее волна, тем ниже ее энергия. Фотоны фиолетового света, например, несут почти вдвое больше энергии, чем фотоны красного света, имеющего максимальную длину волны в видимой области.

Волновая теория позволяет физикам описывать некоторые свойства света одним математическим способом, а квантовая — другим. Обе эти модели не противоречат друг другу, а являются взаимодополняющими. Для более полного описания такого сложного явления, как свет, необходимо использовать их обе.

Сосуществование двух этих теорий иллюстрирует одну из тонкостей научного метода. Если ученый определяет и измеряет свет как волны, тот и проявляет волновые свойства. Если же использовать квантовый подход, то свет «выглядит» как поток частиц. Как сказал А. Эйнштейн: «Наши наблюдения зависят от теории, которой мы пользуемся».

Приспособленность к свету

Как показал Максвелл, видимый свет — лишь небольшая часть общего спектра радиации. С физической точки зрения разница между светом и темнотой, столь очевидная для человека, состоит только в нескольких нанометрах длины волны. «Качественных» границ у светового спектра нет. Почему же лишь малая часть электромагнитного излучения ответственна за зрение, фототропизм (стремление организмов к свету), фотопериодизм (сезонные изменения, которые происходят в существах в зависимости от длины дня и ночи), а также за процесс фотосинтеза, от которого зависит вся жизнь? По сути вся биологическая активность связана с



одними и теми же длинами волн. Что это, простое совпадение?

Один из выдающихся специалистов, изучающих процессы взаимосвязи света и живых организмов, — Джордж Уолд из Гарвардского университета отвечает на эти вопросы отрицательно. Он полагает, что жизнь, где бы она ни существовала, должна зависеть от одного и того же участка широкого спектра радиации. В основе его предположения лежат две гипотезы. Во-первых, живое состоит из громадных сложных молекул, которые имеют сложные взаимосвязи и специфические конфигурации, поддерживаемые в основном водородными или другими, еще более слабыми связями. Радиация с более мощной, чем у синего света, энергией может разрывать их, нарушив структуру и функцию этих молекул. При длине волны менее 200 нм она выбивает электроны из атомов, образуя ионы, поэтому называется ионизирующей. Энергия излучения с длиной волны больше, чем у видимого света, сильно поглощается водой, образующей большую часть массы живых организмов. Если свет с такой длиной волны и достигнет органических молекул, то сможет лишь увеличить их подвижность, но не изменит их структуру. Только излучение видимой части спектра способно возбуждать молекулы, т. е. другой, вызывая за счет этого изменения биологических систем.

Вторая идея заключается в том, что видимый свет в отличие от других участков спектра электромагнитной радиации был «выбран» организмами как наиболее доступный. Основная часть солнечного излучения, достигающая нашей планеты, лежит в пределах этой области. Имеющие более высокую энергию (т. е. более короткие) волны экранируются кислородом и озоном в высоких слоях атмосферы, а значительная часть инфракрасной радиации поглощается водяными парами и углекислотой, не успевая достичь земной поверхности.

Это можно назвать «приспособленностью окружающей среды»; пригодность условий для жизни и соответствие живых систем физическим параметрам среды — явления взаимосвязанные. Если бы такая взаимосвязь отсутствовала, жизнь была бы невозможной.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

ЦИКЛ УГЛЕРОДА

В процессе фотосинтеза живые системы поглощают углекислоту из атмосферы и включают ее в органические, углерод-

содержащие соединения. В процессе дыхания эти соединения распадаются вновь до CO_2 и H_2O . Эти процессы в глобальном масштабе и образуют цикл углерода. Главными фотосинтезирующими компонентами в этом цикле являются растения и фитопланктон, морские водоросли и цианобактерии. Они синтезируют углеводы из углекислоты и воды и выделяют кислород в атмосферу. При фотосинтезе около 75 млрд. т углерода связывается в углеродсодержащие соединения за год.

Часть углеводов используется самими фотосинтезирующими организмами. Растения выделяют CO_2 из корней и листьев, а морские водоросли и цианобактерии выделяют CO_2 в воду, где поддерживается равновесие с углекислотой воздуха. Около 500 млрд. т углерода запасено в виде растворенной углекислоты в морях и 700 млрд. т — в атмосфере. Часть углеводов используется животными, которые питаются растениями, водорослями и другими организмами и выделяют при этом углекислоту. Громадное количество углерода содержится в отмерших остатках растений и других организмов. Кроме того, опавшие листья, раковины, фекалии и другие отбросы, которые накапливаются в почве или падают на дно океана, разлагаются редуцентами — небольшими беспозвоночными, бактериями и грибами. В результате этих процессов CO_2 выделяется в воздух и воду. Далее, большой запас углерода лежит ниже поверхности почвы, в глубоких слоях земли в виде каменного угля и нефти, которые образовались много миллионов лет назад.

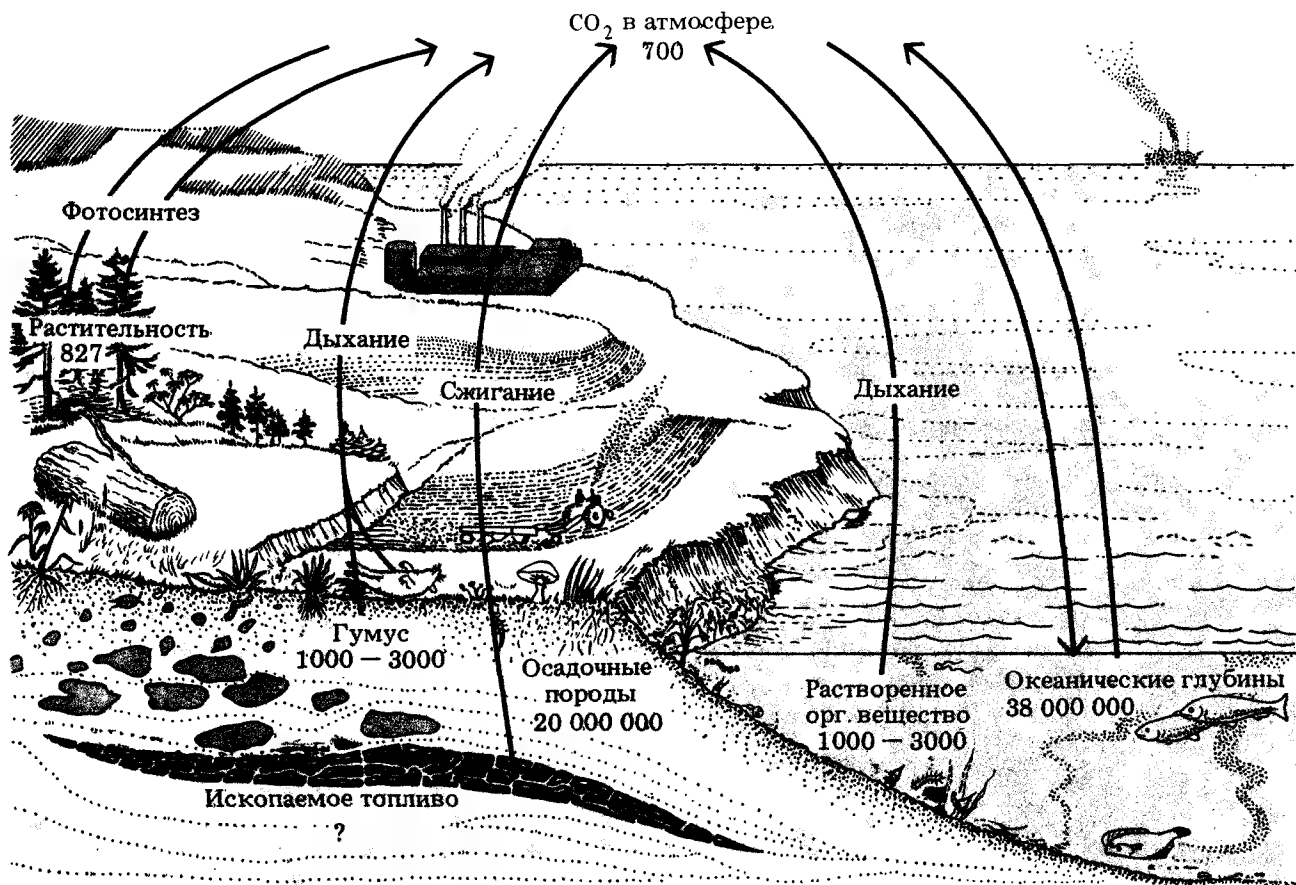
Естественные процессы фотосинтеза и дыхания сбалансированы между собой. В течение многих миллионов лет содержание углекислоты в атмосфере, насколько мы можем судить, оставалось постоянным. По объему это очень малая часть атмосферы — около 0,03%. Это очень важно, поскольку углекислота, как и другие компоненты атмосферы, поглощает тепло солнечных лучей.

Начиная с 1850 г. концентрация углекислоты в атмосфере начала расти, частично за счет использования ископаемого топлива, увеличения пахотных угодий, истребления лесов, особенно в тропиках. Некоторые экологи предсказывают, что увеличение углекислотного «покрова» увеличит температуру на Земле и соответственно приведет к расширению площадей, занятых пустынями. Другие, настроенные более оптимистично, предвидят повышение фотосинтетической активности растений и водорослей, связанное с увеличением количества углекислоты. Большинство, однако, испытывает тревогу в связи с тем фактом, что хотя последствия нашей деятельности трудно предсказуемы, мы активно ее продолжаем.

Цикл углерода. Стрелками показано движение атомов С. Числа представляют собой оценки количества запасен-

ного углерода, выраженные в миллиардах тонн. Количество углерода, выделяемое при дыхании и сжигании топли-

ва, как считается, начало превосходить его количество, фиксируемое фотосинтетическим путем



ПРИЛОЖЕНИЕ 3

ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ УГЛЕРОДА У C₃- И C₄-РАСТЕНИЙ

В свободной атмосфере углекислота существует в форме ¹²CO₂, ¹³CO₂ и ¹⁴CO₂. В отличие от ¹⁴C формы ¹³C и ¹²C представляют собой стабильные изотопы. Растения ассимилируют их в неодинаковой степени. Сейчас установлено, что C₃-растения в меньшей степени усваивают ¹³C, чем C₄-растения. Этот «отсев» ¹³C осуществляется в основном на уровне реакции карбоксилирования с участием рибулозобисфосфат-карбоксилазы. Этот фермент у C₃-растений сильнее «отсеивает» ¹³C, чем фосфоенолпируваткарбоксилаза C₄-растений. В результате C₄-растения содержат больше ¹³C, чем C₃-растения.

Концентрация стабильных изотопов в растениях выражается величиной δ¹³C относительно содержаний ¹²C и ¹³C для стандартного соединения (эта величина измеряется на масс-спектрометре). Значение δ¹³C для C₃-растений равно около -27‰ (по сравнению со стандартом), а у C₄-растений — примерно -11‰. Показатель δ¹³C используется для определения принадлежности растения к C₃- или C₄-типу.

Он важен и для экологов-физиологов. Поскольку в экосистеме растения служат пищей для растительноядных живот-

ных, анализ величины δ¹³C в содержимом их желудка и фекалиях позволяет определить, какие растения — C₃- или C₄ — предпочитают употреблять в пищу те или иные растительноядные.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Alberts, Bruce, Dennis Bray, Julian Lewis, Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson: *Molecular Biology of the Cell*, Garland Publishing Inc., New York, 1983.

Большая книга, охватывающая проблемы молекулярной биологии клетки и особенности клеток многоклеточных животных и растений. Книга дает современное представление о клетке, она хорошо иллюстрирована. Написана как вводный курс в биологию клетки. [Имеется перевод: Б. Албертс, Д. Брей, Дж. Льюис, М. Рэфф, К. Робертс, Дж. Уотсон. Молекулярная биология клетки. В 5 томах. — М.: Мир, 1986, 1987.]

Asimov I.: *Life and Energy*, Avon Books, New York, 1962.

Достаточно простое, но элегантное описание энергетических основ жизни, сделанное одним из величайших писателей-ученых нашего времени.

Becker, Wayne M.: *Energy and the Living Cell: An Introduction to Bioenergetics*, Harper and Row, Publishers, Inc., New York, 1977.

Выдающееся краткое введение в проблемы биоэнергетики и энергетического обмена клетки, рассчитана на студентов.

Conant, James B. (Ed.): Harvard Case Histories in Experimental Science, Vol. 2, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1964. Case No. 5, Plants and the Atmosphere, edited by Leonard K. Nash.

Описание ранних работ по фотосинтезу. Рассказ, часто изложенный словами самих исследователей, освещает исторический контекст, в котором эти первоначальные открытия были сделаны.

Gabriel, Mordecai L., Seymour Fogel (Eds.): Great Experiments in Biology, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1955.

Многие фундаментальные открытия в области биологии представлены так, как они выглядят с точки зрения самих ученых. Выбраны интересные примеры, их ценность увеличивается тем, что даны объяснения и хронологические таблицы ключевых этапов развития отдельных областей биологии.

Hinkle P. C., R. E. McCarty: "Now Cells Make ATP", Scientific American, 238 (3): 104—23, March 1978.

Четко написанная статья, где представлены аргументы в пользу хемиосмотической теории синтеза АТФ.

Kluge M., I. P. Ting: Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation, Ecological Studies: Vol. 30, Springer-Verlag, New York, 1979.

Компетентное изложение всех аспектов метаболизма по типу толстянковых со специальным уклоном в экологическую адаптацию. Рассматривается значение САМ-растений для сельского хозяйства.

Leninger, Albert L.: Principles of Biochemistry, Worth Publishers Inc., New York, 1982.

Эта книга является выдающейся с точки зрения и четкости, и концентрации внимания на живой клетке. Дается много медицинских и практических рекомендаций.

[Имеется перевод: А. Ленинджер. Основы биохимии. В 3 томах. — М.: Мир, 1985.]

Salisbury, Frank B., Cleon W. Ross: Plant Physiology, 3rd ed., Wadsworth Publishing Co., Inc. Belmont, Calif., 1985.

Детальный и полезный обзор существа данной проблемы.

Stryer, Lubert: Biochemistry, 2nd ed., W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1981.

Прекрасное введение в энергетику клетки. [Имеется перевод: Л. Страйер. Биохимия. В 3 томах. — М.: Мир, 1984.]

Stumpf P. K., E. E. Conn (Eds.): The Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise, Vol. 1, The Plant Cell, N. E. Tolbert (Ed.), Academic Press, New York, 1980.

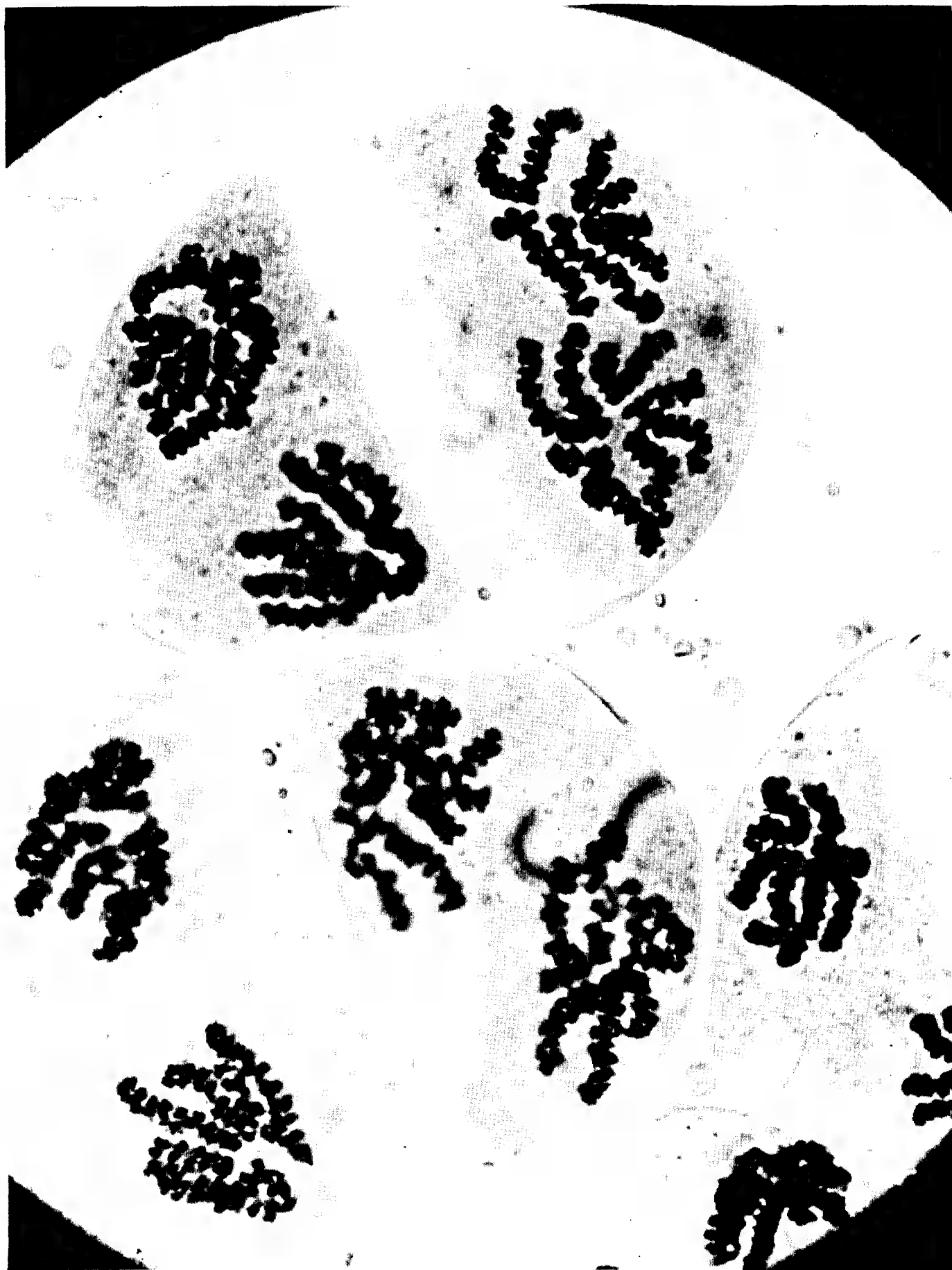
Книга рассматривает структуру и функцию растительных клеток. В первой главе дается введение в природу клетки и рассматривается клетка как целое. В остальных главах описываются различные субклеточные компоненты.

Wilkins, Malcolm B. (Ed.): Advanced Plant Physiology, Pitman Press, Bath, Great Britain, 1984.

Современный учебник по физиологии растений, составленный многими авторами.

Zelitch, Israel: "Photosynthesis and Plant Productivity", Chemical and Engineering News 57(6), 1979.

Исчерпывающий обзор основных направлений изучения фотосинтеза сегодня. Обсуждаются проблемы выхода в практику сельского хозяйства.



Глава 8

Химия и наследственность

С тех пор как люди впервые стали всматриваться в окружающий мир, явление наследственности озадачивало и удивляло их. Почему происходит так, что потомство всех живых существ — будь то одуванчик, собака, трубказуб или дуб, — всегда похоже на своих родителей и никогда не имеет сходства с другими видами? Почему у ребенка глаза его матери или отцовский подбородок, или, что еще удивительнее, — нос деда?

Эти вопросы ставились уже в те времена, когда писали свои труды древние греки и, вероятно, уже тогда не были новыми. Подобные проблемы всегда были немаловажными. На протяжении всей истории биологическое наследование оставалось главным фактором при распределении богатства, власти, земель и привилегий. С биологической точки зрения наследственность всегда являлась неотъемлемой частью любого определения жизни.

Одни говорят, что двадцатый век будет памятен человечеству тем, что живое существо впервые достигло Луны; другие считают, что он войдет в историю как время открытия природы ДНК и тем самым — как начало разгадки тайн наследственности.

ХИМИЯ ГЕНА: ДНК ИЛИ БЕЛОК?

Биологи давно знали, что наследственность связана с клеточным ядром и, в частности, с хромосомами (рис. 8-1). Хромосомы эукариот представляют собой комплексы ДНК и белка, которые при соответствующем окрашивании под световым микроскопом имеют вид тонких нитей. Поскольку исследователи установили, что именно хромосомы являются носителями генетической информации, то проблема долгое время сводилась к следующему: белок или ДНК играют основную роль в наследственности?

В начале 50-х годов было накоплено много данных в пользу ДНК как носительницы генетической информации, а именно: (1) методом специфического окрашивания было показано, что ДНК присутствует в хромосомах всех клеток и что основное количество ее находится именно в хромосомах; (2) клетки тел растений и животных содержат вдвое больше ДНК, чем их гаметы; (3) как показано в табл. 8-1, соотношение пуринов и пиримидинов варьирует от вида к виду (подобные вариации существенны для молекул, с которыми связан «язык жизни»). Еще более важно, что количество гуанина в ДНК всегда равно количеству цитозина, а количество аде-

Рис. 8-1. Вторая анафаза мейоза при образовании спор у триллиума (Trillium erectum). Расхождение отчетливо видимых хромосом, содержащих генетический материал (ДНК), почти завершилось. Каждое из вновь образующихся ядер будет иметь только половину того числа хромосом, которое присутствовало в ядре в начале мейоза

Рис. 8-2. Идентификацию «трансформирующего фактора» можно считать решающим экспериментом в установлении биологической роли ДНК. «Гладкие» пневмококки патогенны (они названы так потому, что при выращивании на агаре образуют полисахаридные капсулы, придающие колониям блестящий, гладкий вид). «Шероховатые» пневмо-

кокки непатогенны. Оба признака наследственны: потомство «гладких» клеток образует «гладкие» колонии, а потомство «шероховатых» — тусклые и шероховатые колонии. Если «гладкие» клетки убить, а клеточные остатки добавить в культуру «шероховатых» клеток, то некоторые «шероховатые» клетки приобретают признаки «глад-

ких» и образуют соответствующие колонии. Это явление, известное как трансформация, впервые наблюдалось в 1928 г. Через 16 лет, в 1944 г., было доказано, что «трансформирующий фактор» — ДНК — действительно изменяет генетический аппарат «шероховатых» клеток

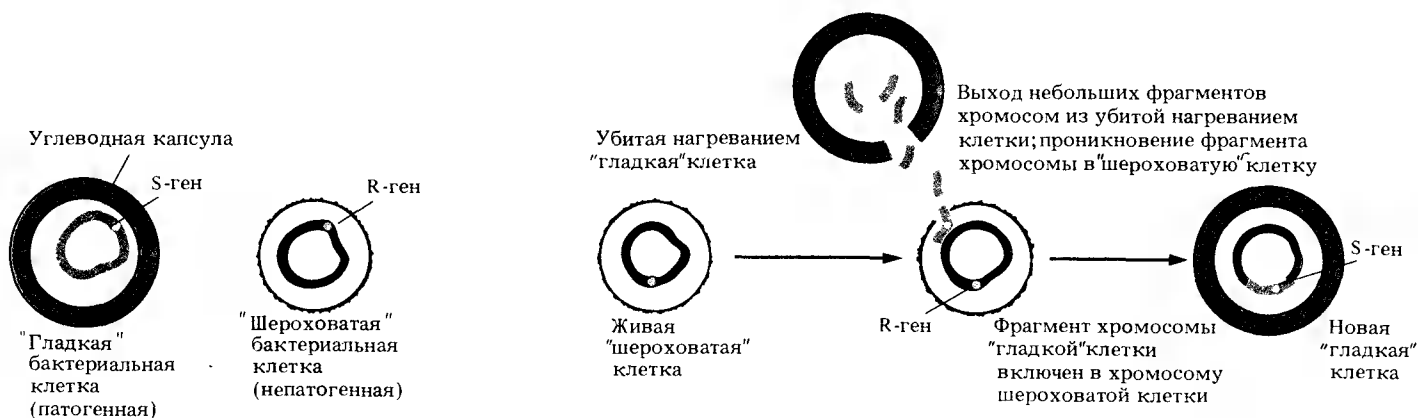


Рис. 8-3. Краткая схема экспериментов Херши и Чейз, доказавших, что именно ДНК кодирует генетическую информацию у вирусов. Выращивая зараженные вирусом бактерии на различных радиоактивных средах, ученые выделили два образца вируса: один содержал ДНК, меченную радиоактивным ^{32}P , а другой — белок оболочки, меченный ^{35}S (ДНК не содержит серы, а белки данного вируса не содержат фосфора). Мечеными фагами заражали бактерии, росшие на свободной от изотопов среде. В итоге одна культура бактерий была инфицирована фагом, меченным ^{32}P , а другая — фагом, меченным ^{35}S . Через некоторое время после начала инфекционного цикла клетки встряхивали, чтобы отделить от фрагментов вируса, и затем смесь центрифугировали, чтобы отделить клетки от вирусного материала. Ученые установили, что метка ^{35}S осталась вне клеток, а ^{32}P вошла в клетки и затем включилась в дочерние вирусные частицы. Данные эксперименты показали, что именно ДНК является носителем наследственной информации, необходимой для образования новых фаговых частиц

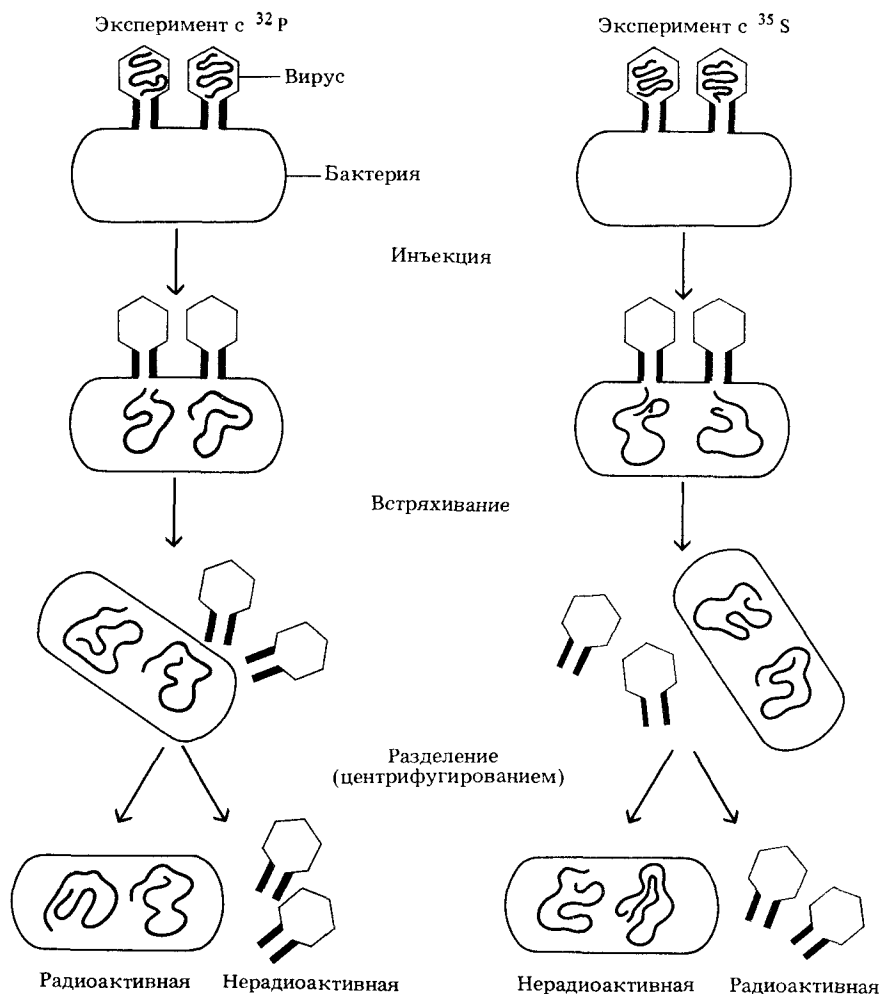


Таблица 8-1. Нуклеотидный состав ДНК некоторых видов животных и человека (в процентах)¹⁾

Источник ДНК	Пурины		Пиримидины	
	Аденин	Гуанин	Цитозин	Тимин
Человек	30,4	19,6	19,9	30,1
Бык	29,0	21,2	21,2	28,7
Сперма лосося	29,7	20,8	20,4	29,1
Зародыш пшеницы	28,1	21,8	22,7	27,4
<i>Escherichia coli</i>	24,7	26,0	25,7	23,6
Печень овцы	29,3	20,7	20,8	29,2

¹⁾ E. Chargaff: Essays of Nucleic Acids, 1963.

нина — количеству тимина. Эти соотношения, получившие известность как правила Чаргаффа, сыграли огромную роль в разгадке процесса наследственности; (4) с помощью ДНК, выделенной из одних бактериальных клеток, можно изменить генетические признаки других бактерий (рис. 8-2); (5) при заражении бактериальных клеток бактериофагами в клетку проникает только ДНК; она контролирует образование новых вирусных частиц (рис. 8-3).

Несмотря на изложенные выше факты, генетическая роль ДНК оставалась непонятной, до тех пор пока не была установлена ее структура.

ПРИРОДА ДНК

В 1951 г. американский генетик Джеймс Д. Уотсон приехал в Англию, где договорился о совместной работе с Фрэнсисом Криком в Лаборатории Кавендиша в Кембридже. Уотсон и Крик были из числа ученых, убежденных в том, что ДНК, а не белок представляет собой основное вещество наследственности. По словам Уотсона, ДНК — «самая золотая из всех молекул».

Свои исследования организации молекулы ДНК Уотсон и Крик частично основывали на представлении о генах, хромосомных единицах наследственности, которое уже сложилось к этому времени. Они знали: чтобы ДНК могла быть генетическим материалом, она должна отвечать по крайней мере четырем требованиям.

1. Переносить генетическую информацию от клетки к клетке и от поколения к поколению; более того, она должна нести большое количество информации. (Подумать только, как много должно содержаться инструкций в наборе генов, которые управляют развитием слона, дерева или даже бактерии.)

2. Удваиваться перед каждым клеточным делением подобно тому, как это делают хромосомы; более того, она должна реплицироваться с большой точностью. (Из накопленных данных о частоте мутаций, например у человека, мы знаем, что любой человеческий ген должен копироваться без малейшей ошибки в среднем в течение миллионов лет.)

3. С другой стороны, ген должен иногда изменяться, или мутировать. (Когда ген меняется, т. е. совершается ошибка, то должна копироваться «ошибка», а не первоначальная последовательность. Это наиболее важное свойство, вероятно, уникальное для всех живых существ, поскольку без способности копировать «ошибки» не может быть эволюции путем естественного отбора.)

4. Должен существовать некий механизм «считывания» накопленной информации и преобразования ее в живом организме.

Уотсон и Крик хорошо понимали, что молекула ДНК может быть генетическим материалом только в том случае, если будет доказано, что ее размер, конфигурация и сложность достаточны, чтобы кодировать и копировать огромное количество информации, в которой нуждаются живые организмы.

В своей работе Уотсон и Крик использовали информацию, полученную ранее на основе биохимических исследований ДНК, в том числе следующие данные:

1. Молекула ДНК очень крупная, кроме того, длинная и тонкая.

2. Три ее компонента (азотистое основание, сахар и фосфат) образуют нуклеотиды, как показано на рис. 3-19.

3. Розалинд Франклин и Морис Уилкинс из Королевского колледжа в Лондоне исследовали дифракцию рентгеновских лучей, проходящих через препараты ДНК, и обнаружили, что ее длинные молекулы состоят из регулярно повторяющихся единиц, которые, по-видимому, расположены по спирали.

4. Как показано в табл. 8-1, отношение нуклеотидов, содержащих аденин и тимин, составляет 1:1, т. е. точно такое же, как между нуклеотидами, содержащими гуанин и цитозин.

Уотсон и Крик не проводили экспериментальных исследований, но собрали воедино все известные сведения о структуре ДНК. В своей работе они использовали все указанные выше экспериментальные данные и попытались построить металлическую модель ДНК, соответствующую физическим и химическим данным о ее структуре (рис. 8-4, А).

Самым важным, с их точки зрения, был вопрос: каким образом химическая структура ДНК отражает ее биологическую функцию? Вспоминая свои исследования, Уотсон писал: «В моменты пессимистического настроения мы часто опасались, что правильная структура будет скучной, т. е. абсолютно ничего не значащей». На деле же структура ДНК оказалась невероятно «увлекательной».

Двойная спираль

Связывая вместе различные данные, Уотсон и Крик сделали вывод, что ДНК — не одиночная спираль, как у многих белков, но гигантская, тесно переплетенная двойная спираль. Представьте себе перила винтовой лестницы, которые образуют простую спираль. Если лестница заворачивается в виде спирали, а ступеньки сохраняют положение, перпендикулярное ее боковым краям, то получится грубая модель двойной спирали.

В молекуле ДНК «края» состоят из чередующихся молекул дезоксирибозы и фосфата (см. рис. 8-4, Б и 8-5), а «ступени» образованы азотистыми основаниями — аденином (А), тиминном (Т), гуанином (Г) и цитозином (С) — по одному основанию на каждый сахар-фосфат, причем каждую ступеньку образуют два основания. Основания соединены водородными связями — относительно слабыми химическими связями, которые играют важную роль в образовании вторичной и третичной структур белков (рис. 8-5).

Расстояние между «краями», согласно измерениям Уилкинса, составляет 2 нм. Если бы связывались два пурина, то расстояние между ними оказалось бы большим, а два пиримидина не «достали» бы друг друга. Но все становится на свои места, если пурин соединяется с пиримидином. Поэтому пара оснований — ступенька винтовой лестницы — всегда представлена пурином и пиримидином (см. рис. 8-5). По этой



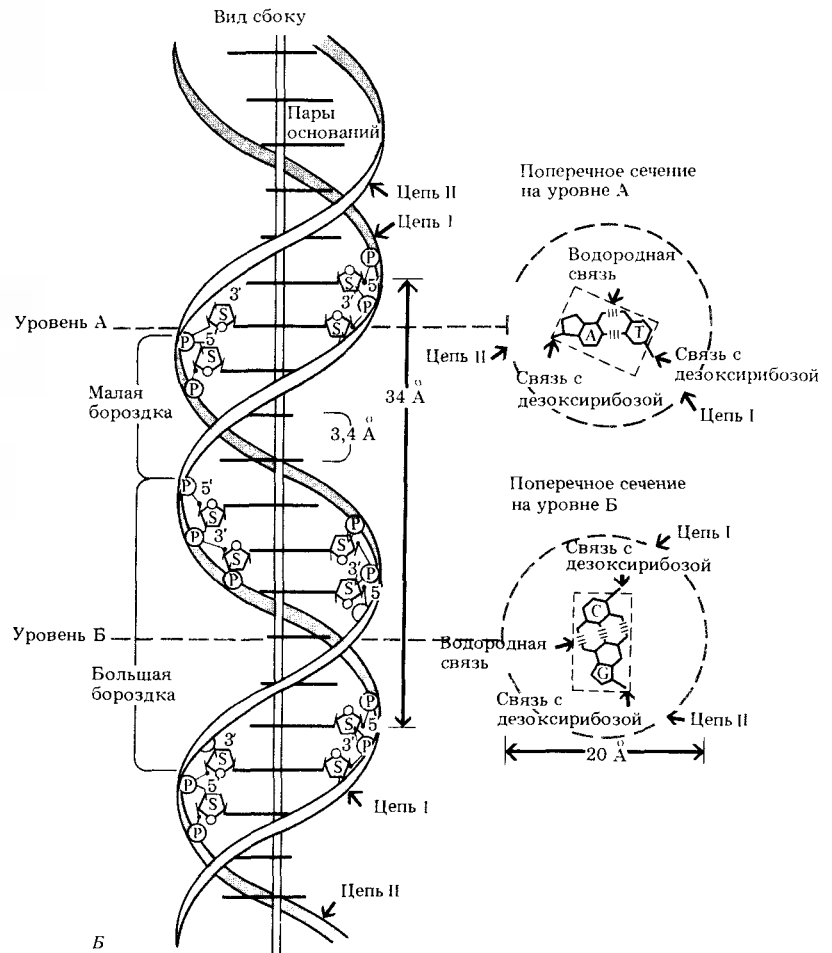
А

Рис. 8-4. А. Уотсон (слева) и Крик с их металлической моделью ДНК. Б. Схема строения молекулы ДНК, предложенная Уотсоном и Криком. Слева — боковой вид молекулы ДНК (указана вертикальная ось). Молекула состоит из полинуклеотидных цепей, которые закручены в правосторонние спирали и переплетены вместе, образуя двойную спираль. Ее средний диаметр — 2 нм (20 Å). Две цепи, образующие спираль, состоят из нуклеотидов, содержащих остатки дезоксирибозы (S). При этом сахар каждого нуклеотида связан через фосфатную группу (P) с сахаром соседнего. Правильное чередование сахаров и фосфатов образует остов молекулы. Сахара каждой спирали вдаются внутрь цилиндра.

Пары азотистых оснований (показанные жирными горизонтальными линиями) занимают центральную область цилиндра (пунктирные прямоугольники на поперечных сечениях справа). Пары оснований образованы тиминном (Т) и аденином (А) на уровне А и цитозином (С) и гуанином (G) на уровне Б. Основания соединены водородными связями. Круги, нарисованные штриховыми линиями, указывают внешний край двойной спирали, если смотреть на спираль с ее конца. Основания уложены стопкой с интервалом в 3,4 Å и на каждой ступени повернуты на 36°. Таким образом, имеется 10 пар оснований на виток спирали. В результате такого поворота пары оснований, если смотреть сбоку, имеют вид линий различной длины в зависимости от угла зрения

причине отношение пуринов и пиримидинов в молекуле ДНК всегда равно 1:1.

Уотсон и Крик отметили, что последовательность нуклеотидов каждой цепи двойной спирали может быть любой, например ATGCGTACATT и т. д. Поскольку длина молекулы ДНК может составлять несколько тысяч нуклеотидов, то возможно ожидать и большого разнообразия в порядке чередования нуклеотидов. Число пар оснований



Б

колеблется в пределах от 5000 для простейшего вируса до 5 000 000 000 в 46 хромосомах человека. Если ДНК одной клетки человека расположить линейно, то длина нити достигнет 1,5 м; количество информации, заключенное в ней, уложится на 600 000 печатных страниц в среднем по 500 слов в каждой, что равноценно библиотеке в 1000 книг. Короче говоря, молекула ДНК действительно способна хранить необходимую генетическую информацию.

Молекула, которая копирует сама себя

Наиболее интересное открытие произошло, когда Уотсон и Крик попытались соединить две цепи ДНК, а именно: они обнаружили, что не только пурины не могут связываться с пуринами, и пиримидины с пиримидинами, но аденин может образовать пару только с тиминном, а гуанин — с цитозином. Только эти пары азотистых оснований образуют водородные связи; аденин не может образовать их с цитозином, а гуанин — с тиминном.

Посмотрим снова на рис. 8-1. Модель Уотсона — Крика просто и логично объясняет состав оснований в ДНК. Может быть, самое важное свойство модели состоит в том, что две цепочки *комплементарны*, т. е. каждая содержит такую последовательность оснований, которая дополняет другую. Когда молекула ДНК «воспроизводит себя», она просто «расплетается»; водородные связи между азотистыми основаниями рвутся (рис. 8-6). Две цепи расходятся, и вдоль каждой образуются новые. Если в материнской цепи присутствует

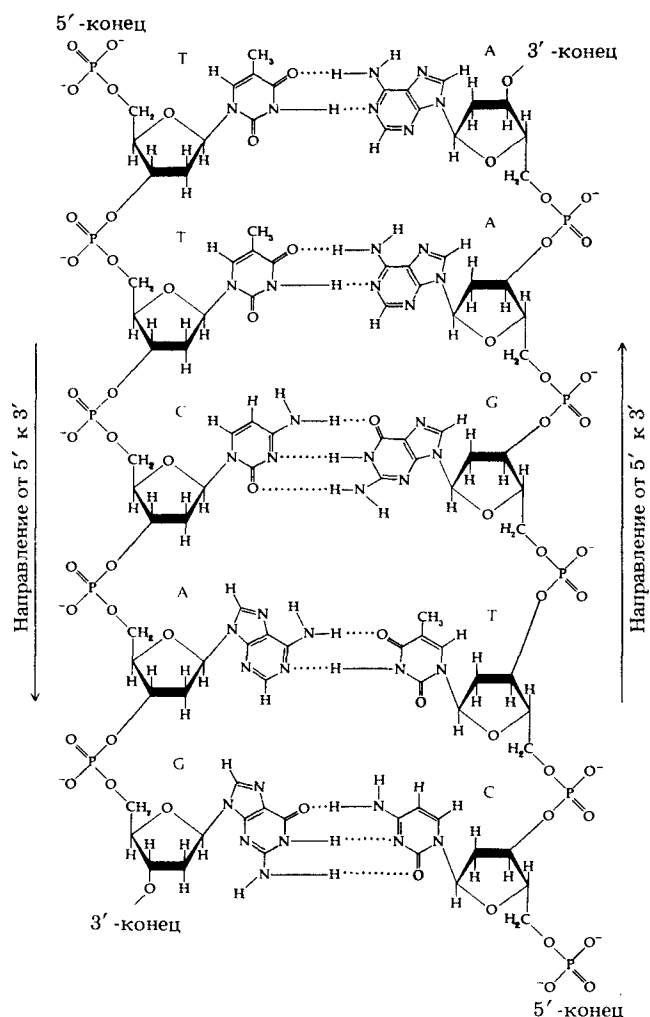


Рис. 8-5. Двухцепочечная структура участка молекулы ДНК. Каждый нуклеотид состоит из сахара (дезоксирибозы), фосфатной группы и азотистого основания (пурина или пиримидина). Следует обратить внимание на повторяющуюся последовательность сахар-фосфат-сахар-фосфат, которая образует остов молекулы. Каждая фосфатная группа связана с 5'-атомом углерода одного сахара и 3'-атомом углерода сахара соседнего нуклеотида, так что цепь имеет два конца — 5' и 3'. Мостики, образуемые фосфатными группами между нуклеотидами, направлены противоположно, т. е. цепи антипаралельны (сравните этот рис. с рис. 8-4, Б)

тимин, то к нему пристраивается только аденин, точно так же, как гуанин образует пару только с цитозином. Таким образом на каждой исходной цепи образуется комплементарная ей цепь, и в результате воспроизводятся две точные копии материнской ДНК. Так открытие структуры ДНК помогло в принципе ответить на старый вопрос: каким образом наследственная информация удваивается и переходит от поколения к поколению.

По поводу этой, одной из величайших загадок всех времен Уотсон и Крик писали в своей краткой первой публика-

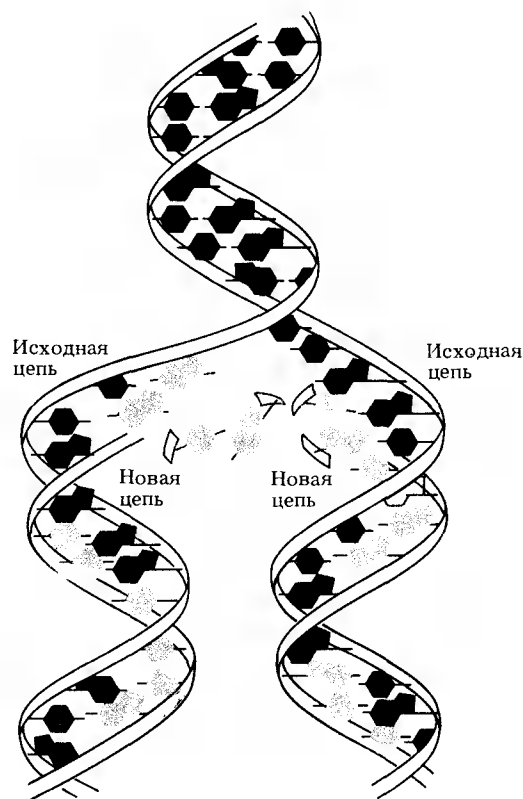


Рис. 8-6. Изображенная здесь молекула ДНК находится в процессе репликации. Материнские цепи расплетаются по мере того, как рвутся водородные связи между основаниями. (Для большей ясности основания показаны вне плоскости.) Каждая из материнских цепей служит матрицей, на которой из имеющихся в клетке нуклеотидов строится новая комплементарная цепь

ции: «От нашего внимания не ускользнуло то, что постулированное нами специфическое образование пар сразу предполагает возможный механизм копирования наследственного материала». В 1962 г., через 9 лет после публикации своей оригинальной гипотезы, Уотсон, Крик и Уилкинс были удостоены Нобелевской премии, что свидетельствовало об огромной важности их исследования.

Впоследствии было показано, что из-за очень большой длины и сложности строения (двойная спираль) процесс репликации ДНК происходит в несколько этапов, катализируемых ферментами. Для расхождения и раскручивания цепей ДНК и правильного расположения комплементарных оснований необходимы специфические ферменты. Механизм работы этих ферментов открывает путь к пониманию процесса репликации ДНК.

По мере того как химическая сторона этого процесса становилась более понятной, появились дополнительные «сложности» — концы двух цепей двойной спирали различны. В каждой цепи фосфатная группа, которая соединяет две молекулы дезоксирибозы, связана с одним сахаром в 5'-положении (пятый углеродный атом кольца дезоксирибозы), а с соседним сахаром — в 3'-положении (третий углеродный атом кольца дезоксирибозы). Благодаря подобной структуре связи сахар-фосфат-сахар каждая цепь имеет 5'- и 3'-концы (см. рис. 8-5).

Кроме этого, поскольку в одной цепи синтез ДНК направлен от 3'- к 5'-концу, то в другой цепи он имеет противоположное направление. Таким образом, две цепи ДНК антипараллельны (см. рис. 8-5). Синтез цепи в направлении от 3' к 5' непрерывен — последовательно добавляется по одному нуклеотиду, тогда как синтез другой цепи — прерывистый, она строится из ряда коротких фрагментов, которые затем соединяются, образуя непрерывную цепь; при этом каждый фрагмент синтезируется в обратном направлении. В настоящее время у бактерии *Escherichia coli* обнаружено более 14 различных ферментов, которые участвуют в тех или иных этапах процесса репликации ДНК, а у эукариот удвоение генетического материала происходит еще сложнее.

КАК РАБОТАЮТ ГЕНЫ?

Уотсон и Крик раскрыли химическую природу гена и предположили путь его редупликации. Однако один вопрос остался нерешенным: каким образом через образование специфических белков информация, содержащаяся в молекуле ДНК, влияет на структуру или функцию? Например, как ДНК «делает» вирулентным безвредный пневмококк, определяет форму листа или запах цветка или почему ваши глаза такого же цвета, что и глаза вашей матери?

Молекулы наследственности

Структура и функция клеток почти целиком зависят от состава клеточных белков, в частности ферментов. Поэтому особый интерес представляют процессы образования специфических белков с использованием генетической информации ДНК, когда определенная линейная последовательность оснований «передается» соответствующей линейной последовательности аминокислот (первичной структуре белка, которая существенна для детерминации его формы и функции). На определенных этапах синтеза белка участвуют сходные с ДНК молекулы — молекулы *рибонуклеиновой кислоты* (РНК). Их участие предполагалось давно, поскольку клетки, синтезирующие большие количества белка, содержат и много РНК.

РНК несколько отличается от ДНК (см. гл. 3): сахарный компонент в молекуле РНК — это рибоза, а не дезоксирибоза, как в ДНК; кроме того, РНК содержит пиримидин урацил (U) вместо тимина ДНК. РНК редко имеет двухцепочечную структуру; таким образом, ее свойства и активность иные, чем у ДНК. Имеются три основных класса РНК: информационная, транспортная и рибосомальная.

Информационная (матричная) РНК (мРНК) — большая молекула величиной от нескольких сотен до 10 000 нуклеотидов. Она образуется на одной цепи ДНК по тому же принципу комплементарности, который используется и при синтезе дочерней цепи ДНК. Присутствие аденина в родительской цепи ДНК определяет присоединение урацила к образующейся цепи мРНК. Каждая последовательность трех оснований в молекуле мРНК во время трансляции (т. е. синтеза белка на матрице РНК) соответствует одной аминокислоте; такую последовательность называют *кодоном*.

Транспортная РНК (тРНК). Ее иногда называют «словарем языка жизни». Существует несколько различных типов тРНК, по-видимому, по одному специфическому типу для каждого кодона *генетического кода*, т. е. кода, с помощью которого последовательность оснований в ДНК определяет последовательность аминокислот в образующем

		Вторая буква					
		U	C	A	G		
Первая буква	U	UUU } phe UUC } UUA } leu UUG }	UCU } ser UCC } UCA } UCG }	UAU } tyr UAC } UAA stop UAG stop	UGU } cys UGC } UGA stop UGG trp	U C A G	Третья буква
	C	CUU } CUC } CUA } leu CUG }	CCU } CCC } CCA } pro CCG }	CAU } his CAC } CAA } CAG } gln	CGU } CGC } CGA } arg CGG }	U C A G	
	A	AUU } AUC } AUA } AUG met	ACU } ACC } ACA } thr ACG }	AAU } AAC } AAA } AAG } lys	AGU } AGC } ser AGA } AGG } arg	U C A G	
	G	GUU } GUC } GUA } val GUG }	GGU } GGC } GCA } ala GCG }	GAU } GAC } asp GAA } GAG } glu	GGU } GGC } GGA } gly GGG }	U C A G	

Рис. 8-7. Генетический код, состоящий из 64 кодонов (триплеты оснований) и соответствующих им аминокислот (см. рис. 3-14). Из 64 кодонов только 61 используется для кодирования аминокислот. Остальные три кодона — это «стоп-сигналы» для окончания синтеза белка. Поскольку 61 триплет кодирует 20 аминокислот, то, очевидно, должны быть «синонимы», т. е. разные триплеты, кодирующие одну и ту же аминокислоту. Лейцин, например, кодируется шестью триплетами. Большинство «синонимов» отличается только по третьей нуклеотиду. Здесь показаны триплеты, кодирующие 20 аминокислот, и три «стоп-сигнала»

белке (рис. 8-7). Генетический код одинаков у всех организмов, за исключением очень небольших деталей. Это одно из наиболее замечательных открытий в молекулярной биологии. Гены бактерий могут прекрасно работать (при надлежащих условиях) в клетках млекопитающих. Гены растений могут быть введены в бактерию, где будут направлять синтез своих собственных продуктов. Эти данные не только подтверждают общность происхождения всех живых существ, но и лежат в основе разработки методов генной инженерии, столь многообещающих для прогресса человечества (см. гл. 30).

Каждая молекула тРНК состоит примерно из 80 нуклеотидов, которые соединены в одну длинную цепь, образующую петли (рис. 8-8). Отчасти специфичность отдельной тРНК определяется структурой ее *антикодона*, или последовательностью трех оснований, благодаря которой она узнает определенный триплетный кодон на мРНК.

Установлены последовательности оснований многих типов тРНК. Эти последовательности различны, но все тРНК имеют сходное число оснований и одинаковую форму.

Специфичность тРНК определяется и ее способностью связываться с определенной аминокислотой — той, что соответствует антикодону. Эта способность зависит от

Кроме этого, поскольку в одной цепи синтез ДНК направлен от 3'- к 5'-концу, то в другой цепи он имеет противоположное направление. Таким образом, две цепи ДНК антипараллельны (см. рис. 8-5). Синтез цепи в направлении от 3' к 5' непрерывен — последовательно добавляется по одному нуклеотиду, тогда как синтез другой цепи — прерывистый, она строится из ряда коротких фрагментов, которые затем соединяются, образуя непрерывную цепь; при этом каждый фрагмент синтезируется в обратном направлении. В настоящее время у бактерии *Escherichia coli* обнаружено более 14 различных ферментов, которые участвуют в тех или иных этапах процесса репликации ДНК, а у эукариот удвоение генетического материала происходит еще сложнее.

КАК РАБОТАЮТ ГЕНЫ?

Уотсон и Крик раскрыли химическую природу гена и предположили путь его редупликации. Однако один вопрос остался нерешенным: каким образом через образование специфических белков информация, содержащаяся в молекуле ДНК, влияет на структуру или функцию? Например, как ДНК «делает» вирулентным безвредный пневмококк, определяет форму листа или запах цветка или почему ваши глаза такого же цвета, что и глаза вашей матери?

Молекулы наследственности

Структура и функция клеток почти целиком зависят от состава клеточных белков, в частности ферментов. Поэтому особый интерес представляют процессы образования специфических белков с использованием генетической информации ДНК, когда определенная линейная последовательность оснований «передается» соответствующей линейной последовательности аминокислот (первичной структуре белка, которая существенна для детерминации его формы и функции). На определенных этапах синтеза белка участвуют сходные с ДНК молекулы — молекулы *рибонуклеиновой кислоты* (РНК). Их участие предполагалось давно, поскольку клетки, синтезирующие большие количества белка, содержат и много РНК.

РНК несколько отличается от ДНК (см. гл. 3): сахарный компонент в молекуле РНК — это рибоза, а не дезоксирибоза, как в ДНК; кроме того, РНК содержит пиримидин урацил (U) вместо тимина ДНК. РНК редко имеет двухцепочечную структуру; таким образом, ее свойства и активность иные, чем у ДНК. Имеются три основных класса РНК: информационная, транспортная и рибосомальная.

Информационная (матричная) РНК (мРНК) — большая молекула величиной от нескольких сотен до 10 000 нуклеотидов. Она образуется на одной цепи ДНК по тому же принципу комплементарности, который используется и при синтезе дочерней цепи ДНК. Присутствие аденина в родительской цепи ДНК определяет присоединение урацила к образующейся цепи мРНК. Каждая последовательность трех оснований в молекуле мРНК во время трансляции (т. е. синтеза белка на матрице РНК) соответствует одной аминокислоте; такую последовательность называют *кодоном*.

Транспортная РНК (тРНК). Ее иногда называют «словарем языка жизни». Существует несколько различных типов тРНК, по-видимому, по одному специфическому типу для каждого кодона *генетического кода*, т. е. кода, с помощью которого последовательность оснований в ДНК определяет последовательность аминокислот в образующем

		Вторая буква					
		U	C	A	G		
Первая буква	U	UUU } phe UUC } UUA } leu UUG }	UCU } ser UCC } UCA } UCG }	UAU } tyr UAC } UAA stop UAG stop	UGU } cys UGC } UGA stop UGG trp	U C A G	Третья буква
	C	CUU } CUC } CUA } leu CUG }	CCU } CCC } CCA } pro CCG }	CAU } his CAC } CAA } CAG } gln	CGU } CGC } CGA } arg CGG }	U C A G	
	A	AUU } AUC } AUA } AUG met	ACU } ACC } ACA } thr ACG }	AAU } AAC } AAA } AAG } lys	AGU } AGC } ser AGA } AGG } arg	U C A G	
	G	GUU } GUC } GUA } val GUG }	GGU } GGC } GCA } ala GCG }	GAU } asp GAC } GAA } GAG } glu	GGU } GGC } GGA } gly GGG }	U C A G	

Рис. 8-7. Генетический код, состоящий из 64 кодонов (триплеты оснований) и соответствующих им аминокислот (см. рис. 3-14). Из 64 кодонов только 61 используется для кодирования аминокислот. Остальные три кодона — это «стоп-сигналы» для окончания синтеза белка. Поскольку 61 триплет кодирует 20 аминокислот, то, очевидно, должны быть «синонимы», т. е. разные триплеты, кодирующие одну и ту же аминокислоту. Лейцин, например, кодируется шестью триплетами. Большинство «синонимов» отличается только по третьей нуклеотиду. Здесь показаны триплеты, кодирующие 20 аминокислот, и три «стоп-сигнала»

белке (рис. 8-7). Генетический код одинаков у всех организмов, за исключением очень небольших деталей. Это одно из наиболее замечательных открытий в молекулярной биологии. Гены бактерий могут прекрасно работать (при надлежащих условиях) в клетках млекопитающих. Гены растений могут быть введены в бактерию, где будут направлять синтез своих собственных продуктов. Эти данные не только подтверждают общность происхождения всех живых существ, но и лежат в основе разработки методов генной инженерии, столь многообещающих для прогресса человечества (см. гл. 30).

Каждая молекула тРНК состоит примерно из 80 нуклеотидов, которые соединены в одну длинную цепь, образующую петли (рис. 8-8). Отчасти специфичность отдельной тРНК определяется структурой ее *антикодона*, или последовательностью трех оснований, благодаря которой она узнает определенный триплетный кодон на мРНК.

Установлены последовательности оснований многих типов тРНК. Эти последовательности различны, но все тРНК имеют сходное число оснований и одинаковую форму.

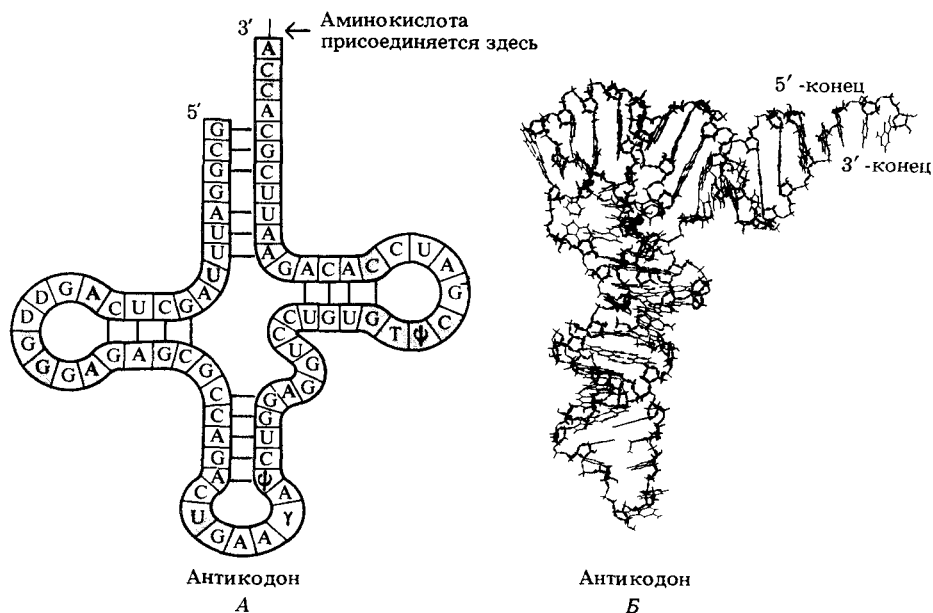
Специфичность тРНК определяется и ее способностью связываться с определенной аминокислотой — той, что соответствует антикодону. Эта способность зависит от

Рис. 8-8. А. Двухмерная структура молекулы тРНК, которая состоит примерно из 80 нуклеотидов, связанных в единую цепь. Цепь всегда заканчивается последовательностью ССА. Аминокислота присоединяется к специфической тРНК именно в этом месте. Некоторые нуклеотиды обнаружены у всех тРНК (выделены серым цветом). Другие варьируют от молекулы к молекуле. Буквами D, γ, Ψ и Т обозначены необычные модифицированные нуклеотиды, характерные для молекулы тРНК. Эти необычные нуклеотиды

предотвращают образование некоторых водородных связей и способствуют установлению других, определяя тем самым характерную складчатую структуру молекулы.

Каждый участок молекулы тРНК, по-видимому, имеет свою неповторимую функцию. К акцепторному концу присоединяется аминокислота. Левая петля, известная как петля ТΨС, имеет строение, одинаковое для всех молекул тРНК; она, вероятно, «управляет» связью тРНК с рибосомами. Правая петля, петля DHU, — напротив, неодинакова в различных молекулах тРНК; она, вероятно, участвует в выборе аминокислоты, присоединяемой с помощью фермента к акцепторному концу. Некоторые нуклеотиды соединены друг с другом водородными связями (показано цветными линиями). Непарные нуклеотиды третьей петли (цветной участок) названы антикодонами. Они служат для узнавания кодона мРНК. Б. Молекула образует складки, что создает трехмерную структуру. Это — фотография модели

накова в различных молекулах тРНК; она, вероятно, участвует в выборе аминокислоты, присоединяемой с помощью фермента к акцепторному концу. Некоторые нуклеотиды соединены друг с другом водородными связями (показано цветными линиями). Непарные нуклеотиды третьей петли (цветной участок) названы антикодонами. Они служат для узнавания кодона мРНК. Б. Молекула образует складки, что создает трехмерную структуру. Это — фотография модели



работы активирующих ферментов, которые узнают определенные аминокислоты и тРНК. Активирующие ферменты являются ключевыми элементами трансляции генетической информации; они связывают аминокислоту с соответствующей ей тРНК.

Рибосомальная РНК (рРНК) обнаружена в рибосомах вместе со специфическими белками. Рибосома состоит из двух субъединиц, каждая из которых построена из определенных РНК и белков. Например, у *Escherichia coli* малая субъединица рибосомы содержит один тип рРНК, а большая — два типа. мРНК и тРНК вместе подходят к рибосоме. Возможно, рибосомы определяют расположение мРНК, тРНК, аминокислот и строящихся белков относительно друг друга в процессе белкового синтеза. Белки рибосом тоже активны; один из них, например, относится к ферментам, образующим пептидные связи.

В клетках эукариот рРНК образуется на ДНК ядрышка. Хотя рибосомы этих клеток несколько крупнее, чем у *E. coli*, они имеют сходное строение и выполняют те же функции, что и у бактерий.

Транскрипция РНК на ДНК

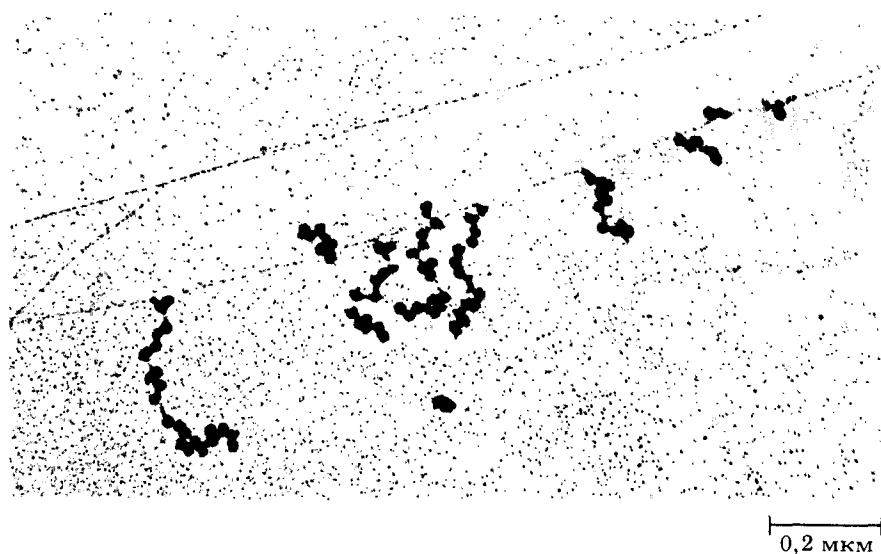
РНК транскрибируется, или копируется, с ДНК по принципу комплементарности, т. е. аналогично процессу репликации ДНК (рис. 8-9 и 8-10). В клетках эукариот обнаружены фер-

менты, называемые РНК-полимеразами, для транскрипции тРНК, рРНК и мРНК. Молекулы предшественника мРНК, синтезированные на матрице ДНК в ядрах эукариот, в 10—20 раз крупнее, чем мРНК бактерий. Если РНК эукариот поместить с тем расчетом, чтобы радиоактивный урацил включался в образующуюся молекулу непродолжительное время, то длинные молекулы предшественника РНК в ядре обнаруживают радиоактивность. Однако только около 10% этой радиоактивности оказывается вне ядра, подтверждая, что большая часть предшественника, синтезированного в ядре эукариот, не играет роли в образовании белков. С некодирующих областей генов эукариот — интронов — транскрибируются участки РНК, которые никогда не покидают ядра. Последовательности генов эукариот, кодирующие аминокислотную последовательность белка, называют экзонами.

Длинные молекулы предшественников мРНК эукариот после синтеза в ядре подвергаются «процессингу». Крупные фрагменты предшественника мРНК, транскрибированные с интронов, вырезаются из середины молекулы специальными ферментами. Остающиеся фрагменты, транскрибированные с экзонов, сшиваются вместе (сплайсинг) и образуют зрелую форму мРНК эукариот, которая выходит из ядра в цитоплазму. Зрелая мРНК эукариот имеет практически такую же величину, что и мРНК бактерий.

По-видимому, не только мРНК, но и рРНК, и тРНК первоначально транскрибируются с хромосом эукариот в виде

Рис. 8-9. Ген бактерии в действии. Микрофотография (слева) показывает несколько цепей мРНК, образовавшихся одновременно. (На диаграмме справа цепи выделены цветом.) Самая длинная

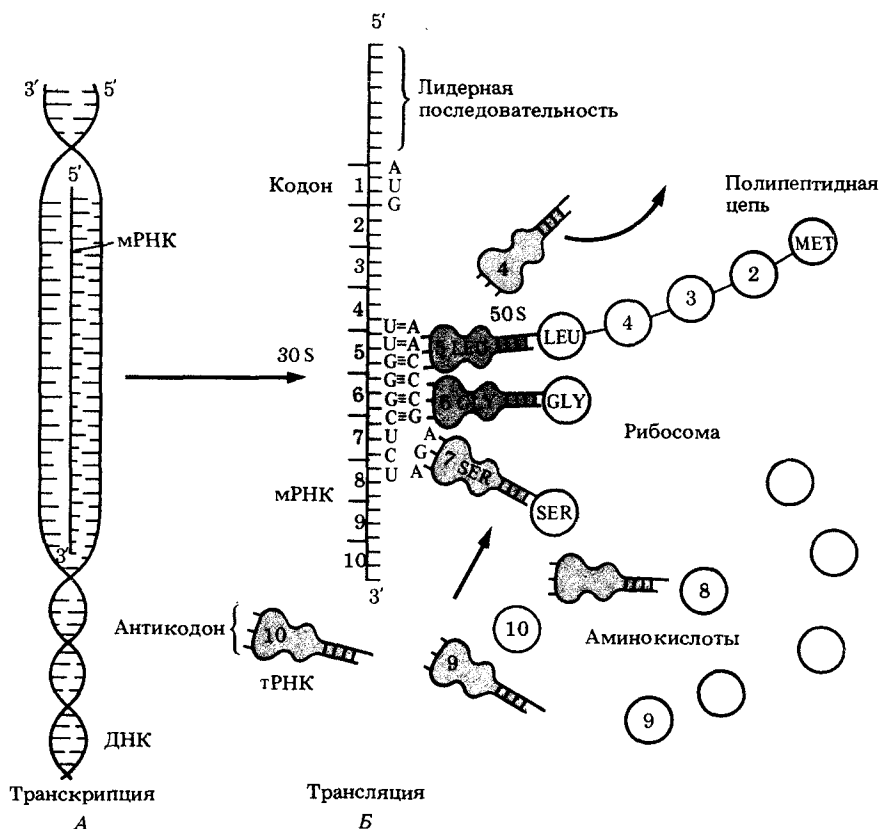


цепь начала синтезироваться первой. По мере того как каждая цепь отсоединяется от активного фрагмента хромосомы (молекулы ДНК), рибосомы при-

крепляются к цепи мРНК и транслируют ее с образованием белка. Молекулы белка на микрофотографии не видны



Рис. 8-10. Схематическое изображение процессов транскрипции и трансляции. А. В процессе транскрипции нить ДНК служит матрицей для синтеза комплементарной молекулы мРНК. Б. Во время трансляции РНК трех типов взаимодействуют со специфической группой ферментов и белков для образования новой полипептидной цепи. Рибосомальная РНК (рРНК) является компонентом рибосомы, которая осуществляет синтез белка. Рибосомы бактерий содержат большие (50S) и малые (30S) субъединицы. тРНК обеспечивает включение правильных аминокислот в растущую полипептидную цепь. Информационная РНК (мРНК) передает содержащуюся в гене информацию рибосоме. Информация закодирована в виде последовательности нуклеотидных триплетов, каждый из которых кодирует определенную аминокислоту. Каждый кодон узнается комплементарным антикодоном молекулы тРНК, которая ранее уже связалась с соответствующей аминокислотой. На рисунке большинство аминокислот показано кружками с цифрами; аминокислота глицин (GLY) только что «подвезена» к рибосоме соответствующей транспортной РНК. Затем глицин соединится пептидной связью с лейцином (LEU), и растущая цепь удлинится на одну аминокислоту. После рибосома переместится на длину кодона мРНК и таким образом займет положение для связывания тРНК, несущей серин (SER)



крупных молекул-предшественников, которые затем подвергаются высокоспецифичному процессингу. Это наводит на мысль о том, что в генах эукариот имеются важные последовательности, которые не «имеют отношения» к функциональной РНК и синтезированному в итоге белку, но играют другую роль в процессе транскрипции генов.

Следовательно, мРНК эукариот, на которой синтезируется белок, в действительности сшита из фрагментов предшественника мРНК, который транскрибирован непосредственно с хромосомной ДНК. Таким образом, у бактерий и эукариот генетическая информация передается с гена на молекулу мРНК и затем на полипептидную цепь («центральная догма»¹⁾ генетики). Однако у эукариот процессинг добавляет еще один этап: ген → первичный транскрипт → мРНК → полипептидная цепь.

Трансляция мРНК (синтез белка)

В ходе трансляции мРНК последовательность кодонов считывается в направлении 5' — 3', как и в процессе репликации ДНК (рис. 8-10). Начальный участок молекулы мРНК участвует в связывании рибосом. У бактерий малая субъединица рибосомы несет специальную тРНК (связывающую N-формилметионин) и проходит вдоль молекулы мРНК пока не «встретит» кодон AUG, соответствующий N-формилметионину; после этого малая субъединица связывает молекулу N-формилметионина в определенном участке рибосомы, образуя комплекс инициации. Эукариоты, напротив, не имеют иницирующего синтез белка кодона AUG; вместо него они «используют» химически модифицированную форму гуанина, а именно 7-метилгуанин.

Как у бактерий, так и у эукариот растущий конец белковой цепи присоединен молекулой тРНК к комплексу рибосома-мРНК (рис. 8-10). Следующая аминокислота, связанная с определенной молекулой тРНК, входит в комплекс и с помощью антикодона присоединяется к кодону (следующим трем основаниям мРНК). Аминогруппа входящей аминокислоты отдает рибосоме протон и образует пептидную связь с растущей белковой цепью. В итоге вся цепь теперь связана с вновь подошедшим комплексом тРНК-аминокислота, тогда

¹⁾ В настоящее время популярное когда-то понятие «центральной догмы» можно считать устаревшим, поскольку оно подчеркивало направленность передачи информации с ДНК на РНК, между тем как в 1970 г. было открыто явление обратной транскрипции — синтеза ДНК на РНК с помощью фермента, имеющегося у некоторых вирусов. Таким образом, передача информации может идти как с ДНК на РНК, так и с РНК на ДНК. — Прим. перев.

как тРНК, с которой аминокислота только что была удалена, отделяется. Рибосома продолжает двигаться вдоль мРНК (шаг ее равен одному кодону) вместе с полипептидной цепью. При этом на каждом шаге добавляется еще одна аминокислота, и весь процесс повторяется.

Синтез полипептидных цепей прекращается, когда рибосома «встретится» с одним из трех терминирующих кодонов: UAA, UAG или UGA. Эти так называемые *нонсенс-кодоны* не кодируют аминокислот; их присутствие приводит к расщеплению связи между последней аминокислотой белка и соответствующей тРНК. После этого синтез белка прекращается.

РЕГУЛЯЦИЯ ТРАНСКРИПЦИИ ГЕНОВ

Транскрипция генов находится под тщательным контролем клетки. Даже у бактерий некоторые системы переключения действуют так, чтобы регулировать транскрипцию определенных генов в нужный момент и в необходимой степени. Эукариоты, по-видимому, обладают многими возможностями бактерий, хотя детали механизма регуляции транскрипции генов у эукариот менее известны.

Благодаря интенсивным исследованиям некоторых бактериальных генов мы много знаем о том, как регулируется их транскрипция. Пожалуй, лучше всего изучен механизм метаболизма лактозы у бактерии *Escherichia coli*. В норме эта бактерия не встречается с дисахаридом лактозой и поэтому не синтезирует ферментов, необходимых для ее метаболизма. Если лактоза добавлена в культуральную среду, то бактерии начинают в большом количестве синтезировать фермент β -галактозидазу, которая расщепляет дисахарид на глюкозу и галактозу (рис. 8-11).

Таким образом получается, что лактозный субстрат вызывает, или индуцирует, образование фермента, необходимого для его расщепления. Известно много случаев подобной *индукции* синтеза ферментов энергетически богатым субстратом. В других случаях фермент, участвующий в синтезе определенной аминокислоты или другого метаболита, не образуется в клетке в присутствии этой аминокислоты; в подобной *репрессии* синтеза фермента ключевыми метаболитами участвует та же система контроля, что и в индукции.

Оперон

Франсуа Жакоб и Жак Моно, работавшие во Франции, разработали концепцию оперона, объясняющую, каким образом бактериальная клетка регулирует биосинтез ферментов. За это исследование в 1965 г. они были удостоены Нобелев-

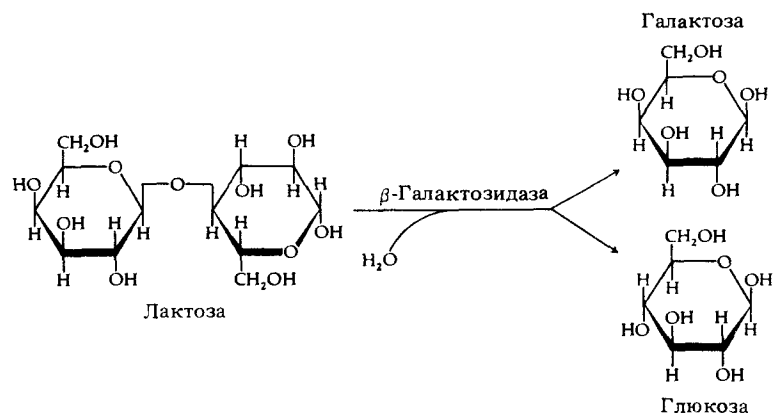


Рис. 8-11. У бактерии *Escherichia coli* для расщепления молекулы лактозы на галактозу и глюкозу требуется фермент β -галактозидаза. β -Галактозидаза — индуцируемый фермент, т. е. его образование регулируется индуктором, в этом случае субстратом — дисахаридом лактозой

ской премии. *Оперон* — это группа структурных генов, расположенных вдоль одного фрагмента ДНК; он является единицей трансляции; экспрессия всех его генов согласована, поскольку они транскрибируются вместе с образованием одной молекулы мРНК. Например, *lac*-оперон *E. coli* содержит ген β -галактозидазы и два других гена, продукты которых участвуют в метаболизме лактозы.

Одновременная работа ферментов, закодированных всеми генами *lac*-оперона, необходима, чтобы бактерия утилизировала лактозу. В каждой клетке, растущей на среде, содержащей лактозу, обнаруживается около 3000 молекул β -галактозидазы, что составляет около 3% всего клеточного белка. В отсутствие лактозы не происходит экспрессии генов *lac*-оперона, поскольку особый белок, называемый *репрессором*, блокирует ее. Репрессор связывается с ДНК в определенном месте, а именно между самими генами и областью присоединения РНК-полимеразы к ДНК. Когда в клетку поступает лактоза, она связывается с белком-репрессором, меняя его форму таким образом, что он теряет сродство к ДНК. Это позволяет полимеразе беспрепятственно перемещаться вдоль ДНК, транскрибируя гены *lac*-оперона, кодирующие ферменты.

У эукариот не обнаружено оперонов, т. е. групп связанных генов, которые транскрибируются сообща с образованием одной молекулы мРНК, как у бактерий. Каждая цитоплазматическая мРНК эукариотической клетки несет информацию о синтезе только одного белка. Однако у растений встречаются системы регуляции. Мутации, проявляющиеся в неограниченном образовании групп ферментов, были обнаружены у кукурузы (*Zea mays*) и ослинника (*Oenothera*).

Ингибирование по типу обратной связи

Кроме генетических механизмов, которые изменяют функции клеток, контролируя синтез отдельных ферментов, известен ряд физиологических контролируемых систем, осуществляющих прямое ингибирование посредством обратной связи, иными словами, путем контроля активности ферментов.

Тонко отрегулированные контролируемые системы, например ингибирование конечным продуктом, служат примером *аллостерических взаимодействий*. Связывание особой молекулы (аллостерического эффектора) с определенным участком белка может так повлиять на слабые взаимодействия, детерминирующие его третичную структуру (см. гл. 3), что она изменится. Когда молекула белка претерпевает конформационные изменения, то может быть затронут и изменен участок, который позволяет белку функционировать в качестве фермента. Подобные взаимодействия могут контролировать уровень специфической активности клеточных ферментов, тем самым оказывая влияние на функциональную активность клетки. Связывание лактозы с белком-репрессором, обсуждавшееся выше, приводит к аллостерическим изменениям этого белка. Аллостерическим эффектом в некоторых случаях может быть конечный продукт того метаболического пути, который начинается с реакции, катализируемой аллостерическим ферментом.

КОНТРОЛЬ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Те генетические процессы, которые мы обсудили, в конечном итоге ответственны за проявление отдельных признаков организма. Однако становлению признаков, характерных

для взрослого организма, непременно предшествуют дифференцировка и развитие. *Дифференцировка* — это процесс, благодаря которому неспециализированные клетки или ткани постепенно изменяются, начинают выполнять специфические функции и приобретают характерную структуру. Под развитием подразумевают организацию сложного набора тканей, которые образуют взрослый организм. Взрослый организм представлен сложной совокупностью многих различных тканей, которые находятся в определенных физиологических и морфологических отношениях друг с другом. В конечном счете все они происходят из одной и той же клетки. У диплоидных организмов — это оплодотворенная яйцеклетка, или зигота. По мере ее развития происходит организация все более сложных тканей, что требует и более тщательного контроля.

Процессы развития животных и растений радикально отличаются. Развитие животных происходит по определенному плану в точной последовательности; порядок и согласованность во времени — решающие факторы для достижения конечного результата. На каждой стадии осуществляется строгий контроль экспрессии генов. У животных внешние условия, как правило, не сильно влияют на ход развития; по достижении взрослого состояния оно у них заканчивается.

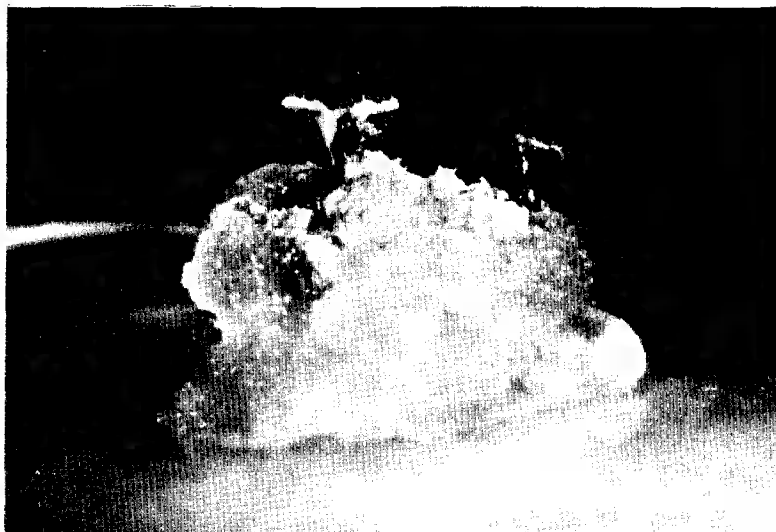
У растений, напротив, процесс развития непрерывен: растения развиваются на протяжении всей своей жизни. На их развитие непосредственно влияют как внешние факторы (что минимально у животных), так и внутренние. Тканеспецифичная дифференцировка растений управляется гормонами, синтез которых чувствителен к изменениям условий окружающей среды (см. гл. 24). Способность растений реагировать на внешние факторы способствует адаптации растений к конкретным местообитаниям. Это важный фактор, если иметь в виду неспособность растений «искать» более благоприятные условия, перемещаясь с места на место.

У растений почти всякая дифференцировка обратима при условии, если дифференцированная клетка жива, в протопласте сохранилось ядро и не образовалась вторичная оболочка. С этим связано отсутствие у растений жесткого плана развития. У животных такая обратимость возможна достаточно редко.

Обратимость развития растений может быть проиллюстрирована экспериментальными данными. Немецкий ботаник Готтлиб Габерландт еще в 1902 г. высказал мысль, что все живые растительные клетки *тотипотентны*: это значит, что каждая из них обладает потенциальной возможностью стать любой другой растительной клеткой. Габерландт считал, что один кусочек растительной ткани или даже отдельная клетка способны образовать целое взрослое растение, но он не смог это практически осуществить. Прошло более половины столетия, прежде чем эта гипотеза была четко доказана.

В целом проблема свелась к незнанию тех веществ, которые надо добавить в ростовую среду. В 1950-х годах физиолог растений Корнеллского университета Ф. К. Стьюард изолировал маленький кусочек флэзмы корня моркови (*Daucus carota*) и поместил его в жидкую культуральную среду во вращающейся колбе. Среда содержала сахарозу и минеральные элементы, необходимые для роста растений (см. гл. 26), а также некоторые витамины (органические вещества, которые растение синтезировать не может). Однако для роста и дифференцировки требовались еще какие-то вещества. Стьюард обнаружил их в кокосовом

Рис. 8-12. Две почки, образовавшиеся на недифференцированной ткани (каллусе) герани после обработки двумя гормонами — ауксином и цитокинином. Каллусы некоторых растений продолжают расти либо как недифференцированная ткань, либо как корни или почки в зависимости от соотношения гормонов



молоке, которое известно богатым содержанием ростовых веществ, хотя их природа к тому времени не была выяснена.

Во вращающейся колбе индивидуальные клетки постоянно отделялись от растущей клеточной массы и свободно плавали в среде. Эти одиночные клетки были способны расти и делиться, образуя небольшие группы. Еще давно Стьюард заметил, что многие из этих новых групп клеток образовывали корни. Если клетки оставить во вращающейся колбе, они перестают дифференцироваться, но при переносе на твердую среду (в данных опытах на агар) в некоторых группах образовывался побег (рис. 8-12). После перенесения на почву маленькие растения покрываются листьями, цветут и образуют семена.

Приведенные результаты показывают, что по крайней мере некоторые клетки дифференцированной ткани флоэмы содержат всю генетическую информацию для развития целого растения, хотя она и не проявляется. Опыты свидетельствуют и о том, что такие дифференцированные клетки способны экспрессировать часть своего ранее не проявлявшегося генетического материала, когда из окружающей среды поступают соответствующие сигналы. (Гормональный контроль такого способа дифференцировки обсужден в гл. 24.) Получив данные результаты, Стьюард, наконец, подтвердил гипотезу Габерландта.

Форма и структура взрослого организма определена программой, заложенной в его генах. Однако признаки такого организма полностью проявляются только в ходе сложных процессов дифференцировки и развития. Процессы контролируются взаимодействием продуктов, транслируемых в ходе развития организма.

Влияние цитоплазмы на дифференцировку

У многих организмов компоненты цитоплазмы играют непосредственную роль в процессе клеточной дифференцировки; среди них органеллы, например пластиды и митохондрии, которые содержат собственную ДНК (см. гл. 2). Если в ходе клеточного деления эти органеллы распределяются между дочерними клетками неравномерно, то судьба последующих «поколений» клеток может сильно различаться. Этим объясняются, в частности, многие из «материнских эффектов», известных в генетической литературе, — различия идентичных гибридов, обусловленные влиянием материнского организма.

Сходным образом важную роль в дифференцировке играют химические градиенты, т. е. изменения концентрации веществ в различных частях клетки. Например, у бурой водоросли *Fucus* (см. рис. 15-9, В) градиент запасенных нерастворимых пищевых частиц, по-видимому, устанавливается в зиготе под действием силы тяжести или, может быть, электрохимических сил. Этот градиент определяет положение веретена в первом делении зиготы, а следовательно, и «судьбу» двух клеточных поколений, которым дает начало это деление. Неравное клеточное деление может быть весьма существенным для распределения различных элементов цитоплазмы и определения судьбы клеточных поколений.

В клетках животных и растений многие вещества непрерывно диффундируют с неодинаковой скоростью в различных направлениях и разного типа ткани часто расположены в непосредственной близости одна от другой. Поэтому эффект, обнаруженный у *Fucus*, может быть выявлен и у других более просто устроенных организмов. К чрезвычайно тонкому контролю процесса развития могут привести не только градиенты веществ в отдельных клетках и тканях; дифференцировка любой клетки способна в большой мере определяться ее положением в теле развивающегося растения или животного. Некоторые пути взаимодействия гормонов и других факторов в развитии растений обсуждены в разд. VI.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ключом к пониманию процессов наследственности стали исследования, проведенные на молекулярном уровне в начале 1950-х годов и открывшие роль ДНК. Ряд фактов убедительно свидетельствует о том, что генетическая информация заключена именно в ДНК, а в 1953 г. Джеймс Уотсон и Фрэнсис Крик создали ее молекулярную модель. Это открытие обеспечило быстрый прогресс в области молекулярной генетики, и тайная работа генетического механизма клетки теперь может быть описана довольно подробно.

В процессе репликации ДНК на каждой исходной цепи синтезируется комплементарная дочерняя цепь. Разнообразные ферменты действуют согласованно, раскручивая витки ДНК, расплетая двойную спираль и добавляя новые основания к каждой из двух строящихся дочерних цепей.

Генетическая информация передается с помощью информационной (матричной) РНК. Длинные молекулы мРНК синтезируются по принципу комплементарности на одной цепи ДНК, а затем переносятся на цитоплазматические рибосомы. Этот процесс называют транскрипцией; он находится под жестким генетическим контролем. Последовательность из трех нуклеотидов в молекуле мРНК кодирует специфическую аминокислоту.

На рибосомах мРНК взаимодействует с маленькими молекулами — транспортными РНК, которые связаны с определенными аминокислотами. Каждая тРНК имеет последовательность из трех оснований (антикодон), комплементарную кодону мРНК. Молекула тРНК связывается с помощью комплементарного антикодона с мРНК, а доставленная ею аминокислота связывается с концом растущей полипептидной цепи. Таким образом, аминокислота теперь соединена с белковой цепью пептидной связью, образованной с помощью специальных ферментов. Процесс синтеза белка называют трансляцией. Каждая из 20 аминокислот кодируется триплетом оснований (кодоном) в мРНК. Последовательность аминокислот в белке определена последовательностью кодонов в молекуле мРНК, которая и управляет синтезом этого конкретного белка. В конечном счете последовательность кодонов мРНК зависит от последовательности оснований ДНК, с которой мРНК была транскрибирована. Большинству аминокислот соответствуют три или четыре альтернативных кодона, каждому из которых соответствует своя тРНК.

Не весь генетический материал несет информацию об аминокислотной последовательности белков. Большая часть генетической информации ядерной мРНК эукариот транскрибирована с фрагментов ДНК, названных интронами; эти фрагменты вырезаются из мРНК до того, как она попадет в цитоплазму. Остальные фрагменты мРНК, транскрибированные с участков ДНК, называемых экзонами, сшиваются в ядре до выхода мРНК в цитоплазму.

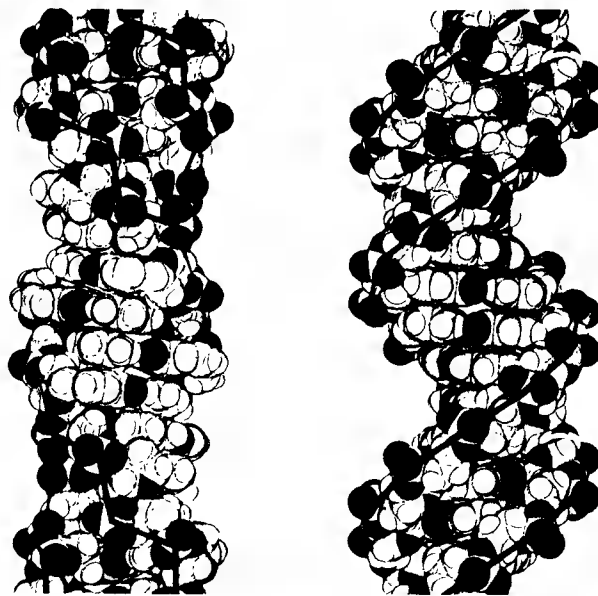
Регуляция экспрессии некоторых систем бактериальных генов, например *lac*-оперона *Escherichia coli*, проста: одна система активирует транскрипцию в присутствии потенциального субстрата — «индуктора» (лактозы), тогда как другая выключает транскрипцию в присутствии избытка продукта — глюкозы. У эукариот последовательность процессов развития более сложна.

У растений транскрипция генов тесно связана с процессом развития и организована поэтапно; каждому этапу соответствует свой особый путь клеточной дифференцировки. На выбор конкретного пути влияют окружающие условия, и он обратим. В принципе любая дифференцированная клетка, сохранившая протопласт с ядром, может быть дедифференцирована и стимулирована к образованию целого растения.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ПРАВОЗАКРУЧЕННАЯ И ЛЕВОЗАКРУЧЕННАЯ ДНК

Непрерывная двойная спираль ДНК, описанная Дж. Уотсоном и Ф. Криком, закручивается в правую сторону (на рисунке справа). Однако в конце 1970-х годов Алекс Рич и его коллеги в Массачусетском технологическом институте обнаружили вторую устойчивую конфигурацию ДНК, а именно закрученную в левую сторону (на рисунке слева). Открытие двух форм ДНК стало возможным благодаря усо-



Z-ДНК

В-ДНК

вершенствованию методов химического анализа. На изображенных моделях «остов» полинуклеотидных цепей ДНК показан черной линией. В левозакрученной ДНК остов зигзагообразен, и поэтому такую форму называют Z-ДНК. В определенных условиях Z-ДНК и В-ДНК (правозакрученная форма) могут переходить одна в другую. Показано, что присутствие Z-ДНК коррелирует с регулируемой транскрипцией определенных генов.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

КОНТРОЛЬ МНОГОКЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

Дифференцировка — это процесс развития, в течение которого относительно неспециализированные клетки или ткани претерпевают постепенные изменения и становятся более специализированными по функции и структуре. Примером хорошо изученной системы, иллюстрирующей процесс дифференцировки, может служить клеточный слизевик *Dictyostelium discoideum*. Его жизненный цикл позволяет проследить, как воздействия внешних факторов на развивающиеся клетки или ткани могут сказываться в конечном счете на признаках достигнутого зрелости организма.

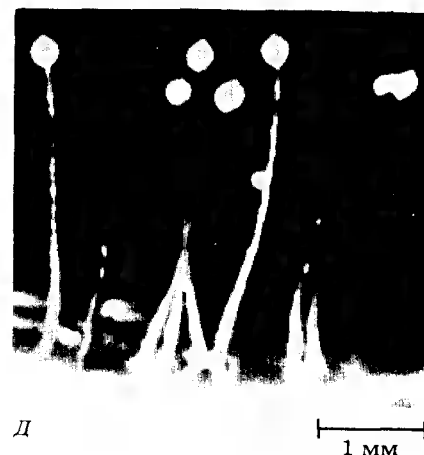
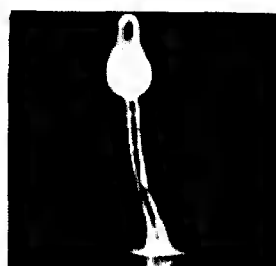
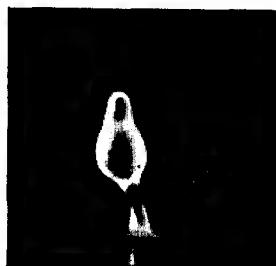
Клеточные слизевики обычно существуют в виде свободноживущих амебовидных клеток, или миксамеб, которые питаются бактериями, окружая и поглощая их (см. рис. 4-11). Они размножаются делением и проявляют слабую морфологическую дифференцировку, пока не исчерпается имеющийся запас бактерий. В ответ на голодание клеточный слизевик образует споры. Отдельные клетки сначала группируются, образуя подвижную массу, похожую на слизевик и называемую *псевдоплазмодием*. Перед тем как образовать и рассеять споры, псевдоплазмодий мигрирует на новое место. Эта удивительная стадия жизненного цикла предотвращает попадание спор на старое место, где уже больше нет бактерий.

Агрегация миксамеб происходит в тот момент, когда одна или несколько голодающих клеток начинают выделять в

А. Питание амёб. Светло-серые области в центре каждой клетки — ядра, а белые области — сократительные вакуоли. Б. Агрегация амёб. Направление их движения указано стрелкой. В. Мигри-

рующие псевдоплазмодии, состоящие из большого количества амёб. Каждая, подобная слизи, масса клеток откладывает вокруг себя толстый чехол из слизи, который уплотняется. Г. По-

окончании миграции псевдоплазмодий начинает расти вертикально, дифференцируясь на ножку и многочисленные споры, собранные в виде капли (Д)



среду циклический аденозинмонофосфат (сАМР). Это вещество диффундирует и создает градиент концентрации, который вызывает движение окружающих клеток по направлению к той, которая выделяет сАМР. Секретирующие клетки в свою очередь побуждаются к выделению новой порции сАМР после пятиминутного интервала, и, таким образом, привлекаемые клетки поступают по крайней мере тремя волнами. Когда клетки скапливаются у центра агрегации, их плазматические мембраны становятся липкими и склеиваются друг с другом, что приводит к образованию псевдоплазмодия, окруженного целлюлозной оболочкой.

Конечная судьба отдельной клетки определяется в ходе развития ее положением в конгломерате клеток. Первые объединившиеся клетки обычно дают начало передней части псевдоплазмодия, тогда как вступившие в ассоциацию

последними образуют его основание. Когда миграция прекращается, клетки апикальной области формируют ножку развивающегося «плодового тела». Затем клетки задней части псевдоплазмодия перемещаются к верхушке ножки и становятся спорами. Наконец базальный диск и клетки ножки погибают и споры рассеиваются. При попадании на теплый влажный субстрат они прорастают. Из каждой споры развивается одна миксамеба, и цикл повторяется снова (см. также гл. 14).

Итак, даже в этой относительно простой эукариотической системе мы встречаемся с миграцией определенных типов клеток, локальной гибелью клеток и распознаванием «тканей». Гораздо более сложные системы с более точным контролем характеризуют клеточную дифференцировку у растений.

Глава 9

Генетика эукариот



Рис. 9-1. Грегор Мендель (1822—1884) стоит справа с фуксией в руках. Свои исследования он проводил в саду австрийского монастыря. Его работа в области генетики не была понята и принята современниками, а получила признание лишь в 1900 г.

Большая часть исследований, касающихся молекулярных механизмов наследственности, была проведена на бактериях; в этой главе мы сосредоточим наше внимание на генетике эукариот (прежде всего растений). Область генетики, которую мы будем обсуждать, имеет дело с относительно четкими признаками и с их генетическим контролем; ее обычно называют менделевской генетикой в знак признания работ Грегора Менделя (рис. 9-1).

Мендель в общих чертах постулировал основные законы генетики в 1865 г., но его открытия более 30 лет не получали полного признания.

Мы рассмотрим также отношение менделевской генетики к эволюционной теории. Свою фундаментальную работу «О происхождении видов»¹⁾ Чарльз Дарвин написал, не зная исследований Менделя, хотя эти два выдающихся ученых работали в одно и то же время. Тем не менее работы в области эволюции во второй половине двадцатого столетия почти в равной мере основываются как на принципах, изложенных Менделем, так и на учении Дарвина.

СРАВНЕНИЕ ЭУКАРИОТ И ПРОКАРИОТ

Одно из главных отличий эукариот от прокариот заключается в том, что большинство эукариотических организмов имеет половой процесс, которого нет у бактерий. Хотя некоторые эукариоты также не размножаются половым путем, совершенно очевидно, что большинство таких организмов утратило половой процесс в ходе эволюции.

Половое воспроизведение включает правильное чередование мейоза и сингамии. Мейоз — процесс деления ядра, при котором число хромосом уменьшается от диплоидного ($2n$) до гаплоидного (n). В ходе мейоза ядро диплоидной клетки претерпевает два деления, одно из которых редукционное. Эти деления приводят к образованию четырех дочерних ядер, каждое из которых содержит половинное число хромосом исходного ядра. У растений мейоз происходит при образовании спор в цветках, шишках и других подобных структурах.

¹⁾ Полное название труда Дарвина: «О происхождении видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь».

рах; большинство растений, как мы знаем, диплоидны, за исключением мхов и печеночников. *Сингамия*, или оплодотворение, — процесс, в ходе которого две гаплоидные клетки (гаметы) сливаются и образуют зиготу. Сингамия, таким образом, восстанавливает диплоидное число хромосом. Все организмы, которые обсуждаются в этой главе, диплоидны на протяжении большей части своего жизненного цикла. Диплоидные организмы имеют два набора хромосом, по одному от каждого родителя. Соответствующие друг другу хромосомы, образующие в ходе мейоза пары, называются гомологичными, или *гомологами*. Взаимодействие продуктов, закодированных в генах каждого набора хромосом, определяет генетические признаки диплоидных растений или животных.

СТРУКТУРА ХРОМОСОМ ЭУКАРИОТ

Хромосомы эукариот состоят из ДНК и белка, которые вместе образуют хроматин. Большинство хромосом на 75% состоят из ДНК и на 25% из белка. Абсолютное количество ДНК в хромосомах широко варьирует как в пределах вида, так и между видами, что отражается на размере хромосом. Во время синтеза белка (в интерфазе) с хромосомами связана и РНК. Каждая эукариотическая хромосома состоит из одной нитевидной двухцепочечной молекулы ДНК, непрерывной по всей своей длине. Эта ДНК очень компактно упакована, поскольку она может достигать в длину нескольких сантиметров.

Хромосомная ДНК образует комплексы с разными белками, большинство которых составляют гистоны — положительно заряженные белки с высоким содержанием аргинина и лизина (см. рис. 3-14). Большинство гистонов состоит из 100—130 аминокислотных остатков (среди них 20 — 40 остатков лизина и аргинина, собранных на одном конце молекулы). В противоположность гистонам благодаря фосфатным группам двухцепочечная ДНК заряжена отрицательно. Похожие на бусинки структуры, называемые *нуклеосомами* (рис. 9-2, А), образуются в результате взаимодействия этих противоположно заряженных молекул. Проведенные недавно исследования показали, что «бусинки» представляют собой эллипсоиды, длиной около 110 и шириной 65—70 Å. Каждая нуклеосома состоит из октамера — комплекса из восьми молекул четырех типов гистонов (по две молекулы каждого типа) — и участка ДНК, обвивающего октамер

подобно пружине. В составе нуклеосом ДНК плотно упакована и защищена от действия ферментов.

Между нуклеосомами расположены нити ДНК с прикрепленными к ним негистоновыми белками. Негистоновые белки очень разнообразны. Среди них — регуляторы транскрипции отдельных генов, ферменты, участвующие в модификации белков и нуклеиновых кислот, и белки, определяющие структуру хромосом и ядер.

Некоторые участки хромосом, упакованные до высококонденсированного состояния, называют *гетерохроматином*. Остальной хроматин, который в интерфазе находится в неконденсированном состоянии, называют *эухроматином*. Конденсированная организация гетерохроматина предотвращает транскрипцию мРНК; экспрессия эухроматиновых генов часто подавляется, если они расположены вблизи гетерохроматиновых участков.

В раннем мейозе или митозе эухроматин конденсируется. В ДНК обнаруживается ряд спирализованных участков, разделенных незакрученными нитями. Утолщенные спирализованные фрагменты, или *хромомеры*, гораздо крупнее, чем нуклеосомы, и их можно видеть под световым микроскопом (рис. 9-2, Б). Еще более крупные спирали образуются на некоторых стадиях деления ядра (см. рис. 8-1).

МЕЙОЗ

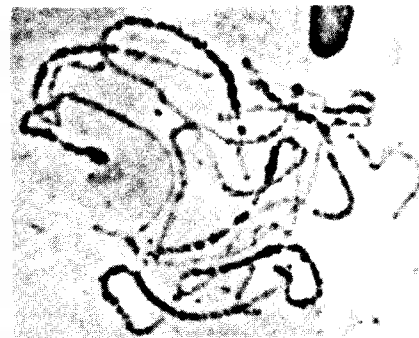
Мейоз протекает в специализированных диплоидных клетках и только в определенные моменты жизненного цикла данного организма. В результате мейоза и цитокинеза из одной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидные — гаметы или споры. *Гамета* — это клетка, которая, сливаясь с другой гаметой, образует диплоидную зиготу. Зигота затем может делиться либо мейотически, образуя четыре гаплоидные клетки, либо митотически, давая начало многоклеточному диплоидному организму. Гаплоидные клетки могут функционировать и как самостоятельные одноклеточные организмы. Если сформировался многоклеточный диплоидный организм, то в большинстве случаев рано или поздно он будет образовывать гаплоидные споры или гаметы посредством мейоза. *Спора* — это клетка, которая может развиваться в целый организм без объединения с другой клеткой. Споры часто делятся митотически, и в результате формируется гаплоидный многоклеточный организм, у которого путем митоза образуются гаметы (см. рис. 10-11).



А

Рис. 9-2. А. Электронная микрофотография нуклеосом и соединяющих их нитей ДНК из эритроцитов цыпленка. Нуклеосомы — структуры, которые

выглядят как бусинки на нитке; каждая имеет приблизительно 1 мкм в диаметре. Б. Микрофотография мейотических хромосом *Hemizonia pungens*. Спрук-



Б

туры, подобные бусам, вдоль парных хромосом — хромомеры, или области скопления хроматина

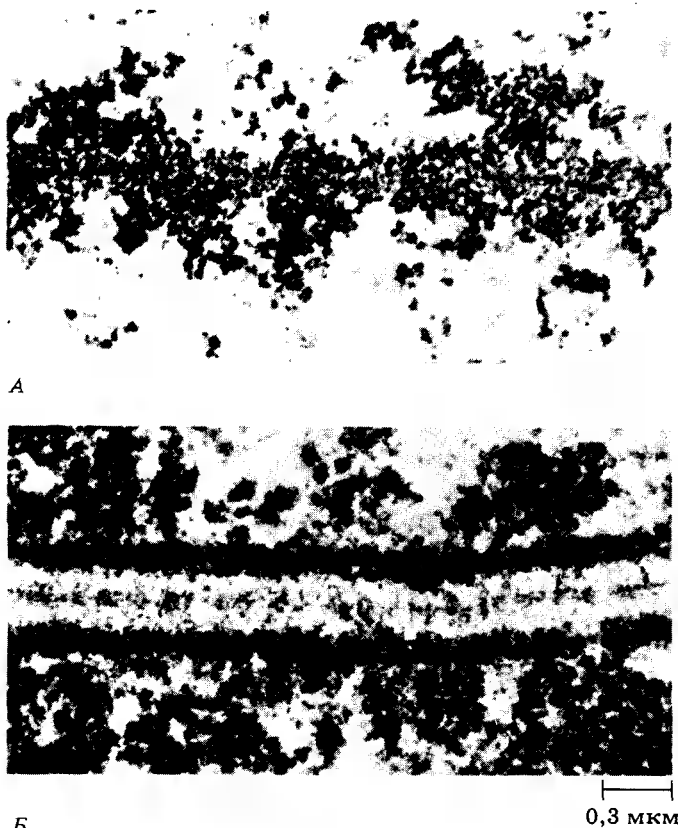


Рис. 9-3. А. Фрагмент хромосомы *Lilium* в профазе I до конъюгации. Обратите внимание на плотное осевое тело, состоящее главным образом из белков. Возможно, оно организует генетический материал, готовя его к спариванию и геномному обмену. Б. Синаптонемальный комплекс в биваленте *Lilium*. Из четырех хроматид видны только две



Рис. 9-4. Конъюгирующие хромосомы прямкрылого *Chorthippus parallelus*. Можно видеть вариации в числе хиазм

Первое деление мейоза

Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра. Рис. 9-6 поможет нам проследить процессы, описанные в следующих параграфах.

В профазе I (профазе первого мейотического деления) хромосомы принимают вид длинных тонких нитей. Как и в митозе (см. гл. 2), хромосомы уже удвоились во время предшествующей интерфазы. Следовательно, в начале профазы I каждая хромосома состоит из двух идентичных хроматид, скрепленных центромерой. Однако на этой ранней стадии мейоза каждая хромосома выглядит как единое целое.

Прежде чем станут заметны хроматиды, гомологичные хромосомы спариваются (конъюгируют) друг с другом. Конъюгация происходит очень точно, начинаясь с одного или нескольких участков, она продолжается вдоль всей хромосомы подобно застегиванию молнии. Каждый гомолог происходит от одного родителя и состоит из двух идентичных хроматид. Таким образом, гомологичные пары состоят из четырех хроматид. Конъюгация гомологичных хромосом является обязательной частью мейоза; в гаплоидных клетках она происходить не может, потому что в них отсутствуют гомологи. Сам процесс спаривания называют *синапсисом*, а объединившиеся пары гомологичных хромосом — *бивалентами*.

Во время профазы I хромосомы укорачиваются и утолщаются. Под электронным микроскопом в каждой хромосоме можно видеть темноокрашенное осевое белковое тело (рис. 9-3, А). В середине профазы осевые тела гомологичных хромосом сближаются друг с другом до предельного расстояния 0,1 мкм, образуя *синаптонемальный комплекс* (рис. 9-3, Б).

На удачно выбранном материале в это время можно видеть, что каждый бивалент состоит из четырех хроматид, по две в каждой хромосоме. В синаптонемальном комплексе происходит обмен участками между гомологичными хроматидами. Этот процесс, называемый *кроссинговером*, приводит к тому, что хроматиды теперь имеют иной состав генов. Рис. 9-4 наглядно иллюстрирует процесс кроссинговера; видимая X-образная структура называется *хиазмой*.

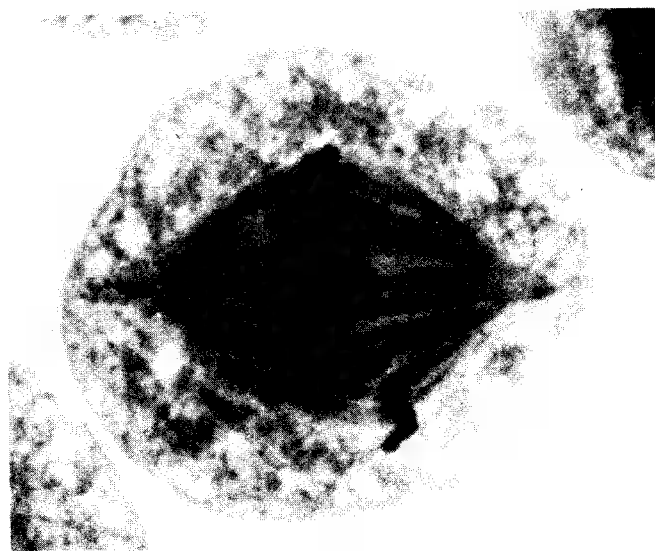


Рис. 9-5. Веретено в материнской клетке пыльца пшеницы (*Triticum aestivum*) во время метафазы I мейоза

К концу профазы I синаптонемальный комплекс распадается. Затем разрушается ядерная оболочка и обычно исчезают ядрышки, так как приостанавливается синтез РНК. Гомологичные хромосомы разъединяются, однако хроматиды удерживаются вместе в хиазмах (местах контакта) и расходятся очень медленно. По мере расхождения хроматид некоторые хиазмы смещаются к концу плеча хромосомы. В каждом плече хромосомы можно встретить одну или более хиазм или одну на весь бивалент; структура отдельных бивалентов может быть самой разнообразной в зависимости от числа хиазм (рис. 9-4).

В *метафазе I* становится заметной веретеновидная структура, образуемая микротрубочками (рис. 9-5). В ходе мейоза к центромерам хромосом каждого бивалента прикрепляются отдельные микротрубочки. Затем пары хромосом перемещаются в экваториальную плоскость клетки, где выстраиваются в случайном порядке. Центромеры гомологичных хромосом располагаются в противоположных сторонах от экваториальной плоскости; в метафазе митоза, как мы уже видели, напротив, центромеры отдельных хромосом располагаются в экваториальной плоскости.

Анафаза I начинается с расхождения гомологичных хромосом и движения их в направлении полюсов. (Отметьте опять отличие от митоза. В анафазе митоза центромеры

делятся и идентичные хроматиды расходятся.) В анафазе I мейоза центромеры не делятся, хроматиды остаются вместе, а разъединяются гомологичные хромосомы. Однако из-за обмена фрагментами в результате кроссинговера хроматиды не идентичны, как в начале мейоза.

В *телофазе I* спирализация хромосом ослабевает, они удлиняются и снова становятся неразличимыми. По мере того как телофаза постепенно переходит в интерфазу, из эндоплазматического ретикулума возникает ядерная оболочка. Наконец вновь образуется ядрышко и возобновляется синтез белка. Однако у многих организмов интерфаза отсутствует, в этом случае хромосомы более или менее непосредственно переходят от телофазы I к профазе II второго мейотического деления.

Второе деление мейоза

В начале второго мейотического деления хроматиды все еще связаны центромерами. Это деление похоже на митоз: если в телофазе I образовывалась ядерная оболочка, то теперь она разрушается, и к концу *профазы II* исчезает ядрышко. В *метафазе II* снова можно увидеть веретено и хромосомы, состоящие из двух хроматид. Хромосомы прикреплены центромерами к нитям веретена и выстраиваются в экваториаль-

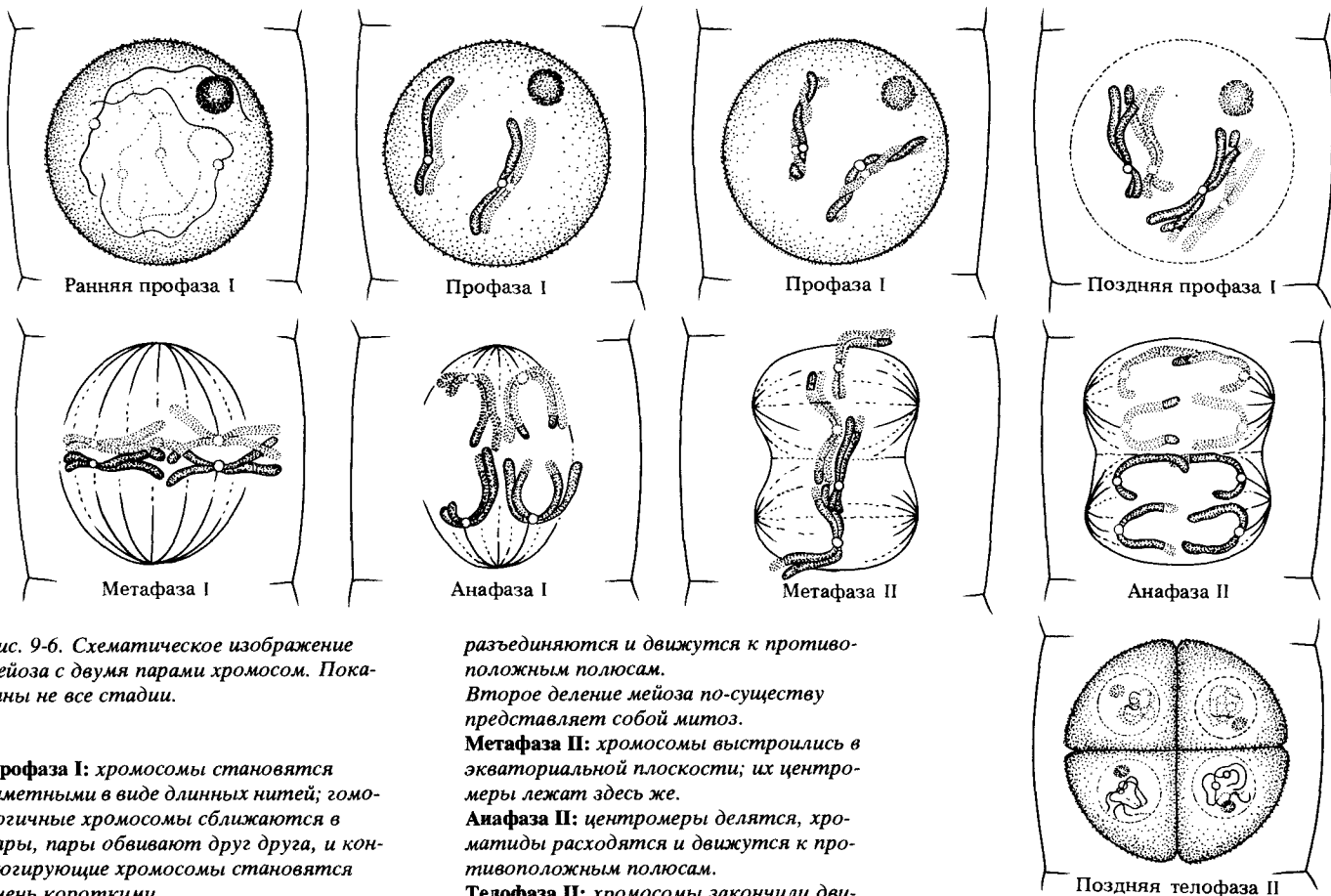


Рис. 9-6. Схематическое изображение мейоза с двумя парами хромосом. Показаны не все стадии.

Профаза I: хромосомы становятся заметными в виде длинных нитей; гомологичные хромосомы сближаются в пары, пары обвивают друг друга, и конъюгирующие хромосомы становятся очень короткими.

Метафаза I: спаренные хромосомы располагаются в экваториальной плоскости, их центромеры направлены в обе стороны от нее.

Анафаза I: конъюгирующие хромосомы

разъединяются и движутся к противоположным полюсам.

Второе деление мейоза по-прежнему представляет собой митоз.

Метафаза II: хромосомы выстроились в экваториальной плоскости; их центромеры лежат здесь же.

Анафаза II: центромеры делятся, хроматиды расходятся и движутся к противоположным полюсам.

Телофаза II: хромосомы закончили движение; образовались четыре новых ядра, каждое с гаплоидным числом хромосом.

Мейоз у пырея (*Agropyron cristatum*), $n=7$, показан далее

ной плоскости. В *анафазе II* центромеры делятся и расходятся, а сестринские хроматиды, ставшие теперь хромосомами, движутся к противоположным полюсам (см. рис. 8-1). В *телофазе II* образуются новые ядерные оболочки и ядрышки, сжатие хромосом ослабевает и в интерфазном ядре они становятся невидимыми. Общая схема мейоза показана на рис. 9-6.

Значение мейоза

Конечный результат мейоза таков, что генетический материал, присутствующий в диплоидном ядре, удваивается только один раз, но делится дважды. Поэтому в каждой дочерней клетке оказывается только половина того числа хромосом, которое присутствовало в диплоидном ядре. Более важны генетические последствия мейоза. В метафазе I ориентация бивалентов случайна, т. е. хромосомы одного родителя случайно распределяются между двумя новыми ядрами. Кроме того, благодаря кроссинговеру каждая хромосома часто состоит из фрагментов хромосом обоих родителей.

Если исходная диплоидная клетка имела две пары гомологичных хромосом, $n=2$, то существуют четыре возможности, согласно которым хромосомные пары могут выстроиться в метафазе, и соответственно четыре варианта их распределения между гаплоидными клетками. Если $n=3$, то имеется 8 возможностей; если $n=4$, то 16. Общая формула — 2^n . У человека $n=23$, поэтому число возможных комбинаций составляет 2^{23} , что равно 8 388 608. У многих организмов число хромосом еще больше, чем у человека.

С увеличением числа хромосом все меньше вероятность восстановления набора хромосом, идентичного бывшему в исходном диплоидном ядре. Кроме того, наличие по крайней мере одной хиазмы в каждом биваленте делает практически невозможным получение в результате мейоза клетки, генетически тождественной любой из тех, слияние которых привело когда-то к формированию родительского организма. Три принципиальных отличия мейоза от митоза следующие (см. рис. 9-7):

1. Несмотря на то что в процессе мейоза генетический материал удваивается только один раз, происходят два деления, приводящие к образованию четырех ядер.

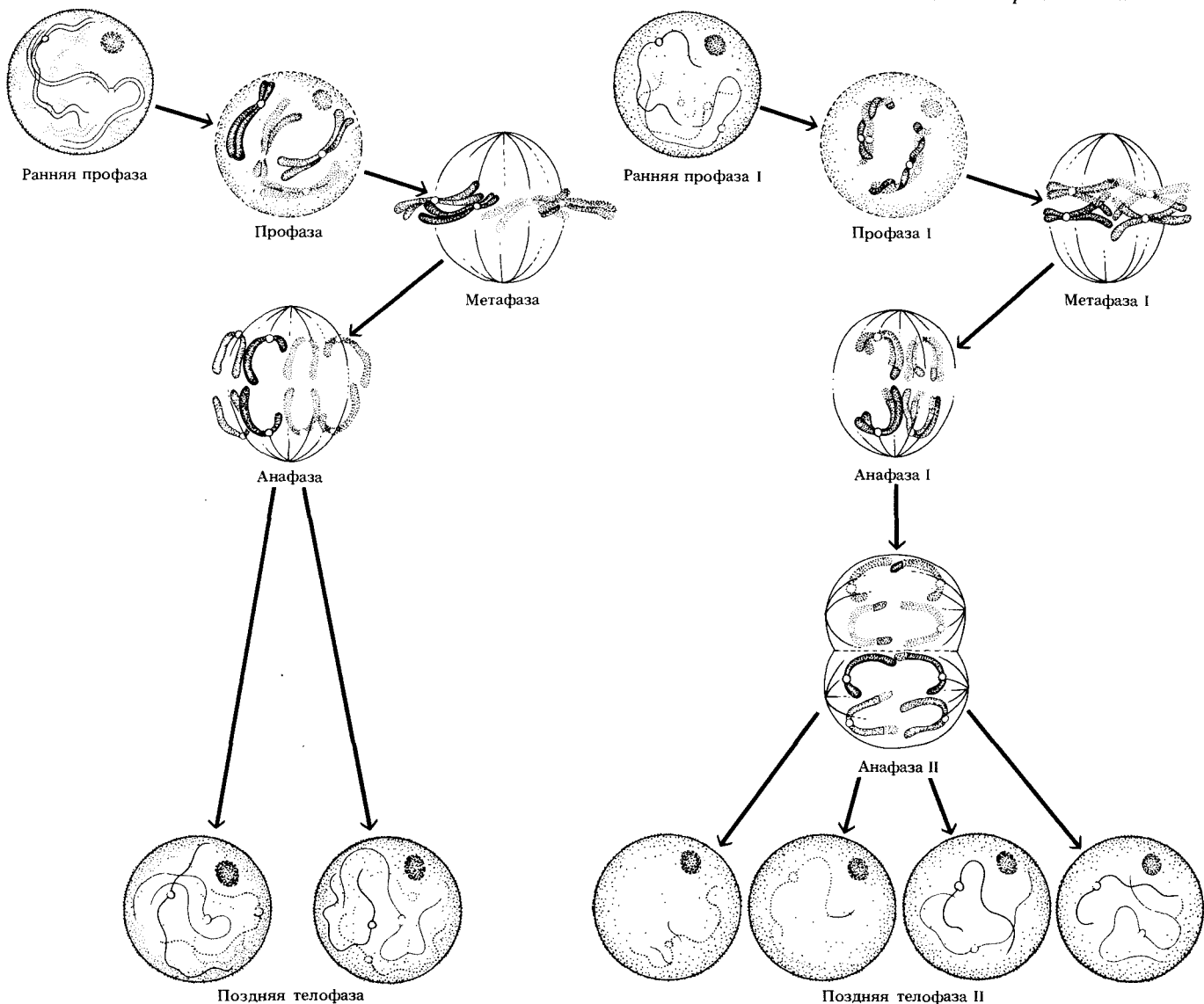
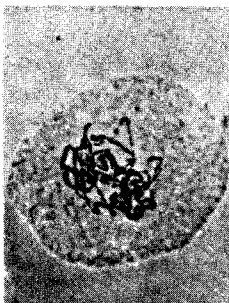


Рис. 9-7. Сравнение мейоза и митоза

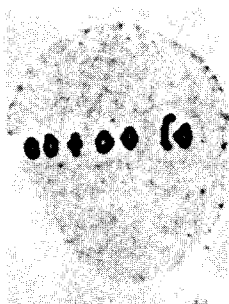
Ранняя профазы I. Хромосомы заметны в виде нитей. Каждая нить в действительности состоит из двух идентичных хроматид



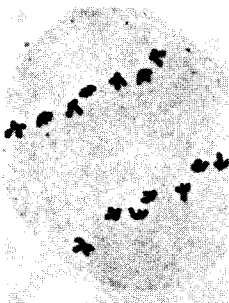
Профаза I. Пары гомологичных хромосом. Это критический момент. С него начинается различие между мейозом и митозом



Метафаза I. Биваленты выстраиваются беспорядочно в экваториальной плоскости клетки, причем их центромеры равномерно распределяются по обе стороны от экваториальной плоскости



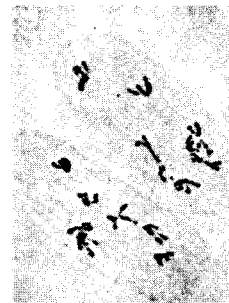
Анафаза I. Гомологичные хромосомы разъединяются и расходятся к противоположным полюсам клетки



Поздняя телофаза I. Хромосомы группируются у полюсов, и клетка делится на 2 дочерние



Профаза II. Хромосомы снова заметны. Каждая все еще состоит из двух хроматид. В результате кроссинговера хроматиды не идентичны друг другу



Метафаза II. Хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости клетки с центромерами в той же плоскости



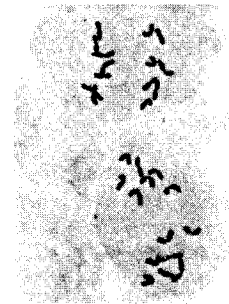
Анафаза II. Центромеры каждой хромосомы разделились и хроматиды (теперь уже хромосомы) расходятся к противоположным полюсам



Телофаза II. Теперь хромосомы полностью разъединены; образуются новые клеточные оболочки



Тетрады. По мере завершения цитокинеза образуются новые плазматические мембраны и клеточные оболочки. Эти четыре гаплоидные клетки станут пыльцевыми зернами



2. Каждое из четырех ядер гаплоидно, т. е. содержит только половину числа хромосом, характерного для исходного диплоидного ядра.

3. Ядра, образованные в результате мейоза, содержат новые комбинации хромосом.

В результате мейоза образующиеся ядра *отличаются* от

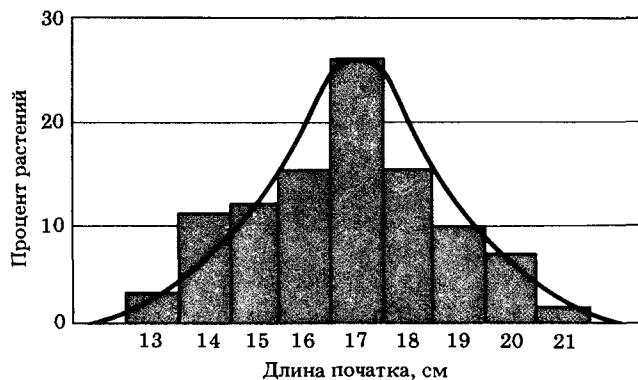


Рис. 9-8. Распределение длин початков кукурузы (*Zea mays*) сорта *Black Mexican*. Длина початка — пример фенотипического признака, который детерминируется взаимодействием нескольких генов. Этот признак обнаруживает непрерывную изменчивость; кривая изменчивости имеет форму колокола, а средняя величина признака приходится на середину кривой

исходного в противоположность митозу, когда наборы хромосом дочерних ядер и материнского идентичны. Поведение хромосом в мейозе имеет глубокие генетические и эволюционные последствия. Благодаря мейозу и сингамии природные популяции диплоидных организмов далеко не однородны; они состоят из особей, которые различаются между собой по многим признакам.

КАК ДЕТЕРМИНИРУЮТСЯ ПРИЗНАКИ?

На рис. 9-8 изображена кривая изменчивости длины початков растений кукурузы определенного сорта, но подобная кривая может отражать и распределение растений по весу, например у выбранного наугад сорта пятнистых бобов, или распределение по высоте деревьев дуба. Факторы внешней среды, например пролившийся на кукурузу дождь, могут изменить абсолютные величины, по которым строится такой график, но лишь редко могут повлиять на форму кривой.

Такого рода кривая, имеющая форму колокола, называется «нормальной», а характер изменчивости — *непрерыв-*

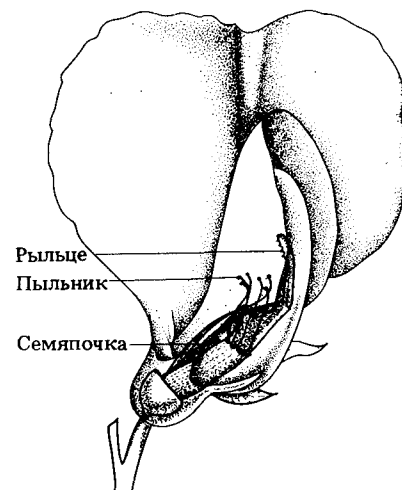
ной. Плавная симметричная форма кривой говорит о том, что популяция не может быть расчленена на ряд резко различающихся форм. Рост человека наследуется таким же образом. Большинство вариаций, наблюдаемых в природе, носят именно непрерывный характер, и те ученые, которые первыми пытались понять, как наследуются признаки растений и животных, были этим фактом озадачены. У растений наиболее важные для сельскохозяйственного производства признаки — размер, вес и высота — имеют непрерывную изменчивость. Теперь мы знаем, что такое наследование зависит от взаимодействия многих генов и в принципе поддается анализу путем установления индивидуальной роли каждого гена.

Гениальность Грегора Менделя отчасти состояла в том, что он стал изучать не непрерывную изменчивость, которая нередко встречается в природе, а дискретные качественные признаки, определяемые одним геном. Такие признаки часто встречаются у тех растений, которые и предоставили Менделю прекрасный исследовательский материал; для растений вообще характерны самоопыляющиеся разновидности; скрещивания между ними произвести просто, и вырастить большое гибридное потомство не представляет особого труда (в отличие от многих групп животных). Имея удачный экспериментальный материал, Мендель мог решить те сложные проблемы, которые ставили в тупик его современников, включая Чарльза Дарвина. Мендель работал в саду августинского монастыря св. Фомы в австрийском городе Брюнне (столице Моравии; теперь город Брно в Чехословакии) с 1856 по 1863 гг. Он тщательно выбирал свой главный объект для опытов — горох огородный (*Pisum sativum*). С юных лет Мендель собирал семена гороха с разными признаками и к 1856 г. уже хорошо знал, какие растения будут скрещиваться друг с другом, а какие — нет.

Мендель обратил внимание на четкие признаки — окраску цветков и форму семян. Затем он провел большое количество экспериментальных скрещиваний и проанализировал численные соотношения признаков среди потомства. Вероятно, немаловажным было и то, что Мендель изучал потомство не только первого поколения, но и последующих поколений. Кроме того, прежде чем скрестить растения гороха, он получал чистые линии по каждому интересовавшему его признаку; это было легким делом, поскольку самоопыление у гороха происходит автоматически (рис. 9-9). Ученые, изучавшие процессы наследственности до Менделя, не исследовали такие четкие признаки и не подготавливали столь

Рис. 9-9. В цветке пыльца образуется в пыльниках, а яйцеклетки — в семязпочках. В результате опыления пыльцевые зерна, нанесенные на рыльце пестика, прорастают по направлению к семязпочке, где происходит оплодотворение. У большинства видов в этом процессе участвует пыльца одного растения, попавшая на рыльце другого растения; это явление называют перекрестным опылением. Оплодотворенная яйцеклетка, или зигота, развивается в зародыш внутри семязпочки; созревшие семязпочка и зародыш образуют семя. В цветке гороха огородного рыльце и

пыльники полностью скрыты лепестками. Поскольку цветок гороха в противоположность цветкам многих других растений не раскрывается, пока не произойдет опыление и оплодотворение, то в норме растение самоопыляется. Мендель в своих опытах по перекрестному опылению открывал бутон до того, как созреет пыльца, и пинцетом удалял пыльники. Затем проводил искусственное опыление, нанося на рыльце пыльцу, собранную с другого растения, которое обладало интересовавшими его признаками



тщательно свой экспериментальный материал, а поэтому и результаты их исследований оставались сомнительными и с трудом поддавались анализу.

Интерпретировать результаты опытов Менделя было удивительно просто. В табл. 9-1 перечислены семь признаков

Таблица 9-1. *Опыты Менделя с растениями гороха*

Признак	Доминант- ный	Рецессив- ный	Поколение F ₂	
			Доминант- ный	Рецес- сивный
Форма семян (7) ¹⁾	Круглая	Морщинистая	5474	1850
Окраска семян (1)	Желтая	Зеленая	6022	2001
Положение цветка (4)	Пазушное	Терминальное	621	207
Окраска цветка (1)	Красная	Белая	705	224
Форма боба (4)	Выпуклая	Плоская	882	299
Окраска боба (5)	Зеленая	Желтая	428	152
Длина стебля (4)	Длинный	Короткий	787	277

¹⁾ Цифры в скобках указывают хромосому, на которой локализован ген данного признака.

растений гороха, на которых ученый сосредоточил свое внимание. Скрещивания между растениями, различающимися только по одному признаку (как в опытах Менделя), называют *моногобридными*, а по двум признакам — *дигибридными*. Когда Мендель скрещивал растения с альтернативными признаками, он наблюдал, что всегда один из этих признаков не проявлялся в первом поколении гибридов (F₁). Например, семена всех потомков от скрещивания растений с желтыми и зелеными семенами были желтыми, как и у одного из родительских растений. Признак желтой окраски семян, так же

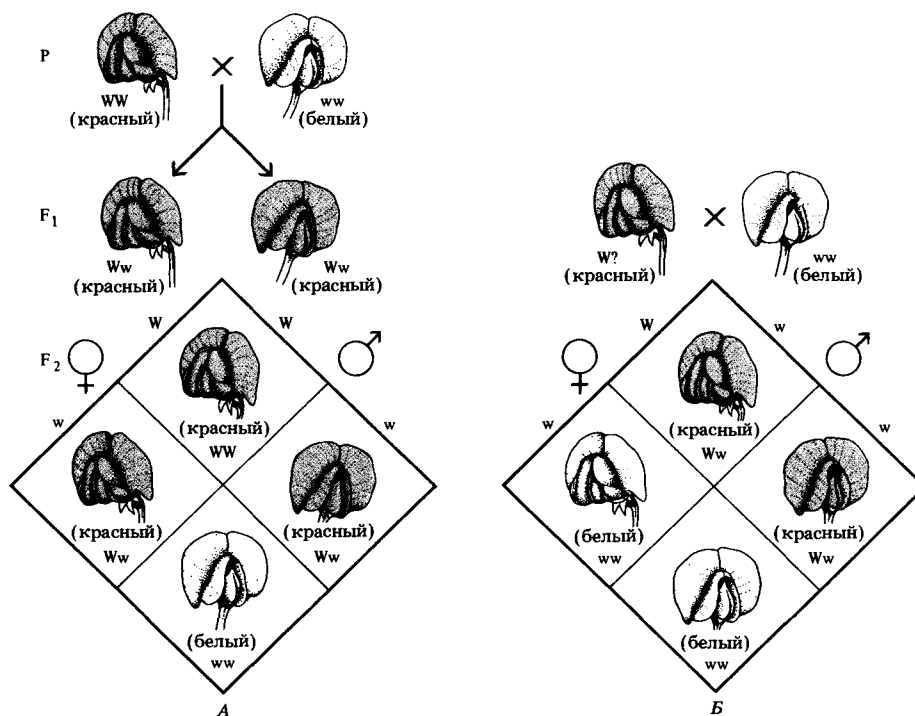
как и другие признаки, проявляющиеся в первом поколении, Мендель назвал *доминантными*, а те, которые не проявляются в первом поколении, — *рецессивными*. В результате самоопыления растений первого поколения рецессивные признаки вновь проявлялись во втором поколении в соотношении три доминантных к одному рецессивному (табл. 9-1).

Полученные результаты легко понять, имея представления о мейозе, но когда Мендель проводил свои исследования, мейоз еще не был известен. Признаки диплоидного организма определяются взаимодействиями между аллелями. *Аллель* — одна, две или более альтернативных форм одного и того же гена. Аллели занимают одинаковые места (сайты, или локусы) на гомологичных хромосомах.

Рассмотрим скрещивание между растениями с белыми и красными цветками. Аллель белой окраски цветка, которая является рецессивным признаком, обозначим маленькой буквой *w*, а аллель красной окраски цветка (доминантного признака) — большой буквой *W*. В чистых линиях гороха, с которыми работал Мендель, растения с белыми цветками имели генотип *ww*. Растения с красными цветками имели генотип *WW*. Особи, у которых два гена, определяющих данный признак, идентичны, т. е. особи с идентичными аллелями, называются *гомозиготами* (гомозиготными). При скрещивании растений с данными генотипами все растения в F₁ получают аллель *W* от материнского растения с красными цветками и аллель *w* — от растения с белыми цветками и, таким образом, имеют генотип *Ww*. Такие особи называются *гетерозиготными* по гену окраски цветка.

Во время мейоза у гетерозиготных особей образуются в равном количестве два вида гамет — *W* и *w*. Как показано на рис. 9-10, А, в результате рекомбинации гамет при скрещивании двух гетерозиготных растений в среднем на каждые четыре потомка одна особь будет иметь генотип *WW*, одна — *ww* и две особи — *Ww*. По внешнему виду, или *фенотипу*, гетерозиготные *Ww* растения не будут отличаться от гомозиготных *WW* растений, т. е. тоже будут иметь красные

Рис. 9-10. А. Скрещивание растения гороха с двумя доминантными аллелями красной окраски цветка (*WW*) с растением с двумя рецессивными аллелями белой окраски цветка (*ww*). Гибриды первого поколения имели красные цветки, но заметьте, что их генотип был *Ww*. Поколение F₂ показано внизу. Аллель *W*, будучи доминантным, определяет внешний вид, или фенотип, цветка. Только когда потомство получает аллель *w* от каждого родителя (генотип *ww*), проявляется рецессивный признак (белые цветки). Отношение доминантного фенотипа к рецессивному в поколении F₂ составляет 3:1, отношение генотипов — 1:2:1. Б. Анализирующее скрещивание растения с красными цветками с растением с белыми цветками. Хотя растения, имеющие красные цветки, фенотипически тождественны растениям с генотипом *WW*, результаты анализирующего скрещивания показали, что они гетерозиготны (*Ww*) по гену окраски цветка; только гетерозиготный генотип мог дать наблюдавшиеся в потомстве генотипы. В этом случае отношение генотипов составило 1*WW* к 1*Ww*.



цветки. Продуктов аллеля от растения с красными цветками достаточно, чтобы замаскировать продукты аллеля от растений с белыми цветками, и это является обоснованием фенотипического соотношения три к одному, которое получил Мендель (табл. 9-1).

Как можно узнать, каков генотип растений с красными цветками — WW или Ww ? Как показано на рис. 9-10,Б, это легко определить, скрестив такое растение с растением, имеющим белые цветки, и подсчитав потомство от этого скрещивания. Именно такой опыт и проделал Мендель. Скрещивание особи с доминантным признаком с гомозиготной рецессивной особью по этому же признаку называют *анализирующим*.

Правило расщепления

Закономерность, установленную в описанных выше опытах, иногда называют первым законом Менделя или *правилом расщепления*. Согласно ему, наследственные признаки детерминированы дискретными факторами (т. е. генами), которые представлены парами, причем каждый ген пары унаследован от разных родителей. Во время мейоза пары генов разъединяются, или *расщепляются*. Следовательно, каждая гамета, образуемая у зрелого потомка, содержит только один ген из той пары, которой обладал потомок. Данная концепция дискретности факторов объясняет, как признаки могут предаваться из поколения в поколение, не смешиваясь с другими признаками, и каким образом — «исчезать» и вновь появляться в следующих поколениях. Поэтому открытие правила расщепления имело огромное значение для понимания многих аспектов генетики и эволюции.

Неполное доминирование

В приведенных выше примерах присутствие доминантного аллеля маскировало присутствие второго, рецессивного аллеля. Однако доминантные и рецессивные признаки не всегда так четко разграничены. В случаях *неполного доминирования*, например, какой-либо признак проявляется у гетерозиготного растения в промежуточной между двумя гомозиготами форме, поскольку действие одного аллеля полностью маскирует действие другого.

Например, у львиного зева при скрещивании растений с красными и белыми цветками получают потомки с розовыми цветками. В потомстве от скрещивания растений первого поколения между собой эти признаки снова расщепляются в следующем соотношении: одно растение с красными цветками (гомозиготное), два растения с розовыми цветками (гетерозиготные) и одно растение с белыми цветками (гомозиготное) (рис. 9-11). Таким образом, и случаи неполного доминирования подтверждают менделевское правило расщепления.

Независимое комбинирование

Когда изучается одновременное наследование двух признаков, то передача их потомкам зависит от локализации генов. Сначала мы рассмотрим сравнительно простой случай, когда гены локализованы на разных хромосомах, а затем более сложный, когда они локализованы на одной хромосоме.

Мендель изучал гибриды, полученные при скрещивании растений, различавшихся по двум четким признакам (т. е.

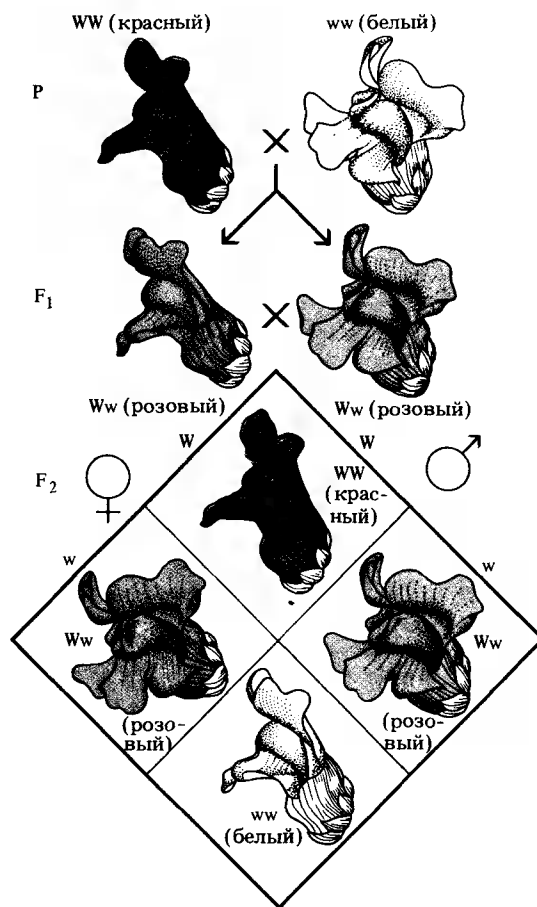


Рис. 9-11. При скрещивании растений львиного зева с красными цветками с растениями, имеющими белые цветки, получается потомство с розовыми цветками (Ww). Результаты скрещивания растений с розовыми цветками показывают, что гены остаются дискретными и расщепляются согласно отношению 1:2:1 и в генотипе, и в фенотипе

проводил дигибридное скрещивание). Например, он скрещивал растения двух линий гороха; одни имели круглые и желтые семена, а другие — морщинистые и зеленые. Данные табл. 9-1 показывают, что признаки «круглый» и «желтый» — доминантны, а «морщинистый» и «зеленый» — рецессивны. Все растения первого поколения имели круглые желтые семена. Когда семена гибридов первого поколения были высеяны, а цветки беспрепятственно самоопылялись, то всего в поколении F_2 было получено 556 растений. Из них 315 имели два доминантных признака, т. е. круглые желтые семена, 32 — два рецессивных, т. е. морщинистые зеленые семена. Все остальные растения дали семена, непохожие на имеющиеся у родителей: 101 — морщинистых желтых, 108 — круглых зеленых. Проявилась совершенно новая комбинация признаков.

Рис. 9-12 иллюстрирует опыты Менделя. Когда в скрещивании участвуют две пары доминантных и рецессивных аллелей, а каждая пара находится в разных хромосомах, фенотипы гибридов второго поколения распределяются в соотношении 9:3:3:1. При этом 9 — доля растений, имеющих оба

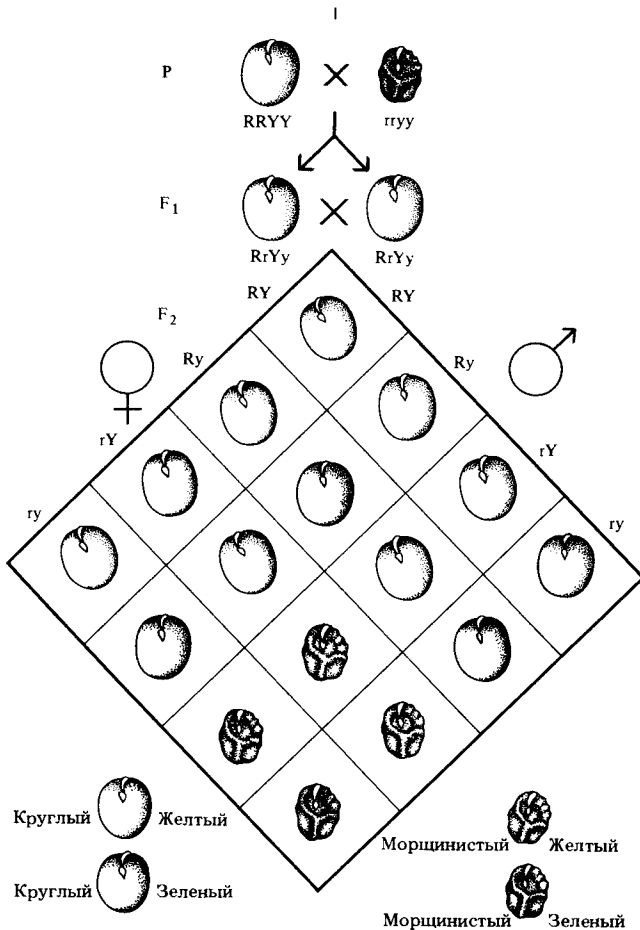


Рис. 9-12. Независимое расщепление. В одном из своих опытов Мендель скрестил растение с круглыми (RR) и желтыми (YY) семенами с растением, которое имело морщинистые (rr) и зеленые (yy) семена. Растения первого поколения имели круглые и желтые семена. Однако в поколении F_2 , как показано на схеме, рецессивные признаки вновь проявились. Более того, они проявились в новых комбинациях. В скрещиваниях, подобно этому включающих две пары аллелей в различных хромосомах, в поколении F_2 расчетное соотношение фенотипов 9:3:3:1. Соотношение генотипов: $1rryy:2rrYy:1rrYY:2Rryy:1RRyy:4RrYy:2RrYY:2RRYy:1RRYY$

доминантных признака, 3 — два возможных сочетания доминантных и рецессивных признаков и 1 — оба рецессивных. В приведенном примере одно родительское растение несло оба доминантных признака, а другое — оба рецессивных. Предположим, что каждое родительское растение имело один доминантный и один рецессивный признак. Будет ли результат таким же? Если вы не уверены в ответе, — попробуйте построить диаграмму возможных сочетаний, как сделали мы (рис. 9-12). Такие диаграммы называют решетками Пеннетта; они названы по имени английского генетика Реджинальда Пеннетта. Пеннетт был одним из ученых, в начале нашего столетия возродивших работу Менделя.

На основании своих опытов Мендель сформулировал пра-

вило независимого комбинирования, которое гласит, что наследование пары факторов по одному признаку не зависит от одновременного наследования других признаков; эти факторы распределяются так, как будто другие факторы не существуют.

Сцепление

Когда Мендель проводил свои опыты, не было известно о существовании хромосом. Зная, что гены локализованы на хромосомах, легко представить, что, если разные гены, контролирующие некие признаки, локализованы на одной паре хромосом, они, как правило, не будут расщепляться независимо. В этом случае в поколении F_2 не получится соотношения 9:3:3:1.

Либо по счастливой случайности, либо благодаря осторожному подбору признаков Мендель избежал явления сцепления, которое вряд ли смог бы объяснить. Горох огородный имеет семь пар хромосом; четыре главных признака, изученных Менделем, детерминируются генами, локализованными на четырех различных хромосомах, как показано в табл. 9-1. К тому же гены, локализованные на одной и той же хромосоме, так далеко отстоят друг от друга, что, за единственным исключением, распределяются независимо друг от друга. Только гены, определяющие форму боба и длину стебля, находятся в 4-й хромосоме так близко друг к другу, что Мендель должен был заметить эффект сцепления между этими двумя признаками. Однако он не сообщал об этом дигибридном скрещивании, и поэтому мы не знаем, проводил ли он его вообще.

Сцепление генов в 1905 г. открыл английский генетик Уильям Бэтсон, работая с душистым горошком (*Lathyrus odoratus*). Он и его сотрудники скрестили линию душистого горошка, гомозиготную по двум рецессивным признакам — красные лепестки и круглая пыльца, — с другой линией (похожей на дикую форму), имеющей пурпурные лепестки и продолговатую пыльцу. При этом в поколении F_2 они обнаружили следующие признаки:

284:пурпурные+продолговатая,
21:пурпурные+круглая,
21:красные+продолговатая,
55:красные+круглая.

Если бы два гена (окраски лепестков и формы пыльцы) были локализованы на одной хромосоме, потомство бы получилось двух типов; если на двух разных хромосомах, то соотношение фенотипов составило бы 216:72:72:24 или 9:3:3:1. Ясно, что гены «родительского» типа наследовались вместе, как если бы они были сцеплены друг с другом.

Сцепление генов и связанное с ним явление кроссинговера стало понятным после работ Т. Х. Моргана и его исследовательской группы в Колумбийском университете в начале 1900-х гг. Морган работал с плодовой мушкой дрозофилой. *Drosophila* — очень удобный для генетических исследований организм: ее популяции легко скрещивать и поддерживать; новые поколения мушек можно получать каждые две недели; каждая самка откладывает сразу сотни яиц; наиболее распространенный вид имеет только четыре пары хромосом. Самка плодовой мушки имеет две гомологичные половые хромосомы XX, тогда как самец имеет только одну X хромосому и гораздо более мелкую Y хромосому, в которой отсутствуют многие аллели X хромосомы.

В опытах Моргана была обнаружена необычная мушка с

Таблица 9.2. Генетический контроль окраски зерен у пшеницы

Родители		$R_1R_1R_2R_2$ × $r_1r_1r_2r_2$			
		(темно-красные) (белые)			
F_1		$R_1r_1R_2r_2$ (красный)			
F_2	Генотип		Фенотип		
1	$R_1R_1R_2R_2$			Темно-красный	} 15 красных на 1 белый
2 } 4	$R_1R_1R_2r_2$ $R_1r_1R_2R_2$			Темновато-красный Темновато-красный	
4 } 6	$R_1r_1R_2r_2$ $R_1R_1r_2r_2$ $r_1r_1R_2R_2$			Красный Красный Красный	
2 } 4	$R_1r_1r_2r_2$ $r_1r_1R_2r_2$			Светло-красный Светло-красный	
1	$r_1r_1r_2r_2$			Белый	

белыми глазами. Поскольку этот рецессивный признак всегда проявлялся у самцов, которые имеют две разные хромосомы — X и Y, Морган сделал вывод, что ген, определяющий цвет глаз, локализован у *Drosophila* на X хромосоме. Самки, несущие две X хромосомы, имели белые глаза только в том случае, когда были гомозиготны по аллелю белых глаз. Изучая наследование другого, «сцепленного с полом» признака — желтой окраски тела, Морган получил аналогичные результаты и решил, что ген данного признака тоже должен быть локализован на X хромосоме и у самца *Drosophila* представлен только одним аллелем. Поэтому его действие всегда должно проявляться, как если бы он принадлежал гаплоидному организму. Действительно, X хромосома самца *Drosophila* присутствует в гаплоидном состоянии.

Морган скрестил самцов мухи (XY), имеющих два рецессивных, сцепленных с полом признака, с самками «дикого типа» (XX). Как и ожидалось, все потомство первого поколения, и самки и самцы, по фенотипу было «диким». В потомстве от анализирующего скрещивания между самкой первого поколения и двойным рецессивным самцом-родителем ожидалось расщепление между диким типом и белоглазым жел-

тотелым. Однако часть потомства имела белые глаза и тело дикого типа, тогда как другая — глаза дикого типа и желтое тело.

Эти результаты объясняются тем, что гены «сцеплены» в одной хромосоме, но иногда происходит обмен между гомологичными хромосомами посредством кроссинговера. Теперь известно, что кроссинговер происходит в первой профазе мейоза (см. рис. 9-4). Чем больше расстояние между генами на хромосоме, тем больше вероятность кроссинговера. Чем ближе расположены гены друг к другу, тем больше вероятность их совместного распределения в мейозе и, таким образом, тем сильнее они сцеплены. Вычисляя частоту кроссинговера, можно построить *генетические карты*, которые дают приблизительное представление о порядке расположения генов на хромосоме.

Полигенное наследование

Первый опыт, показывающий, что в создании непрерывного характера изменчивости растений (в данном случае у пшеницы) могут участвовать несколько генов, был предпринят

шведским ученым Г. Нильсоном-Эле. Табл. 9-2 иллюстрирует фенотипический эффект различных комбинаций двух генов (каждый представлен двумя аллелями), которые совместно контролируют интенсивность окраски зерна пшеницы. Благодаря подобным исследованиям мы начинаем понимать, как много генов могут взаимодействовать между собой и детерминировать сложные признаки растений и животных. Правила, впервые открытые Менделем, лишь через добрых сто лет смогли быть применены к анализу подобных признаков, над механизмом наследования которых ломали головы первые исследователи наследственности.

МУТАЦИИ

Описанное выше независимое расщепление базируется на различиях между аллелями генов. Как возникают такие различия? Первый ответ на этот вопрос был дан голландским ученым Гуго де Фризом (см. рис. 9-13).

Возникновение представления о мутациях

В 1901 г. де Фриз начал исследовать признаки растений ослинника (*Oenothera lamarckiana*), которые в большом количестве натурализовались на прибрежных дюнах в Голландии. Он обнаружил, что хотя у этого растения способ наследования в целом был четким и предсказуемым, тем не менее в потомстве случайно появлялись признаки, которые ранее не наблюдались ни в одной из родительских линий. Де Фриз предположил, что эти новые признаки были фенотипическим проявлением изменений генов. При этом, согласно его гипотезе, измененный ген может быть так же передан потомству, как и другие гены. Де Фриз назвал эти наследственные изменения в одном аллеле гена *мутацией*, а несущий их организм — *мутантом*.

По иронии судьбы только два из приблизительно 2000 изменений, которые наблюдал де Фриз у ослинника, можно

считать мутациями в современном понимании этого явления. Все остальные возникли в результате новых комбинаций генов или появления лишних хромосом, а не резких изменений какого-нибудь отдельного гена. Однако, несмотря на то что большинство примеров де Фриза не соответствует современному определению, сформулированное им представление о мутациях и его понимание роли, которую играют мутации в изменчивости, были правильными и до сих пор имеют фундаментальное значение.

Типы мутаций

Любое изменение наследственного материала организма называется мутацией. Мутациями могут быть либо изменения в кодирующей последовательности генов, либо в способе организации генетической информации (гл. 8). Основные типы мутаций перечислены ниже.

1) *Точечные (точковые) мутации*. Точечные мутации затрагивают только один или несколько нуклеотидов и могут быть вызваны химическими или физическими повреждениями ДНК. *Мутагены*, например ионизирующая радиация, различного рода химические вещества, ультрафиолетовые лучи, как правило, вызывают точечные мутации, которые у человека и животных часто приводят к раковым заболеваниям. Точечные мутации с небольшой частотой могут возникать и в результате ошибочного спаривания оснований во время репликации ДНК.

2) *Делеции*. Небольшие фрагменты хромосом могут быть утрачены, например при рентгеновском облучении, что обычно приводит к изменению признаков организма. В природе многие делеции происходят в результате кроссинговера между сестринскими хроматидами.

3) *Эффект положения*. Гены не всегда занимают фиксированное положение на хромосоме, но могут перемещаться. У бактерий маленькие кольцеобразные молекулы ДНК, независимые от основной хромосомы — так называемые *плазмиды*, — могут включаться в хромосому и реплицироваться



А



Б

Рис. 9-13. А. Гуго де Фриз, стоящий около *Amorphophallus titanum* — растения, принадлежащего к тому же семейству, что и белокрыльник. Родина *Amorphophallus* — джунгли Суматры; это растение имеет одно из самых крупных соцветий среди покрытосеменных. Снимок сделан в ботаническом саду Сельскохозяйственного колледжа в Вагенингене в Голландии в 1932 г. Б. *Oenothera lamarckiana*; изучая этот вид, де Фриз сформулировал понятие о мутациях

вместе с ней. (Последствия этого процесса для эволюции бактерий и вирусов обсуждаются в гл. 11 и 12, а значение для геномной инженерии — в гл. 30.) Как у бактерий, так и у эукариот гены могут перемещаться в виде небольших подвижных фрагментов хромосом (*транспозонов*). В любом случае изменение положения включенных в транспозоны генов может нарушить экспрессию соседних и привести к эффекту, который мы определим как мутацию. Близость гена к гетерохроматиновому участку или другим участкам, контролирующим экспрессию гена, таким же образом может быть причиной мутации.

4) *Инверсии и транслокации*. В ходе эволюции отдельных групп организмов фрагменты хромосомы могут вычлениваться и снова встроиться в хромосому, но в перевернутом положении, и тогда последовательность генов окажется обратной. Такое изменение последовательности генов называется инверсией. Для определенных групп растений характерны перестройки и другого порядка, когда фрагмент одной хромосомы прикрепляется к другой. Такое изменение называется транслокацией; транслокации часто бывают реципрокными. В случае инверсий и транслокаций гены, находящиеся на перемещенном участке, в новом окружении могут проявляться иначе, что приводит к мутации. При этом меняется и потенциальный ход расщепления, с важными последствиями для растения.

5) *Изменения в числе хромосом*. Эффект, подобный мутации, может быть связан и с изменением числа хромосом, что происходит спонтанно и довольно часто, но такие мутации обычно сразу же элиминируются. При некоторых обстоятельствах могут прибавляться или утрачиваться целые хромосомы, а иногда — прибавляться и целый набор хромосом (так называемое явление полиплоидии). Эволюционное значение полиплоидии будет обсуждаться в гл. 28. Во всех подобных случаях могут наблюдаться фенотипические изменения.

Эволюционные эффекты мутаций

Когда мутации происходят у гаплоидных организмов, например у гриба *Neurospora* или бактерий, то фенотипические изменения, обусловленные ими, сразу же оказываются под контролем внешних условий. Если они полезны, то в результате естественного отбора количество особей с таким фенотипом в популяции будет возрастать; если вредны, то, как правило, будут быстро выведены из популяции. Другие мутации могут быть более или менее нейтральными и при случае сохраняться; но в целом по своему влиянию на организм они оказываются либо положительными, либо отрицательными. В диплоидном организме ситуация иная. Каждая хромосома и все гены представлены в двойном числе, и мутация в одном из гомологов, даже если она неблагоприятна в двойной дозе, может иметь гораздо меньший эффект или даже быть полезной, присутствуя в единственном числе. По этой причине такие мутации могут в популяции сохраняться. Мутантные гены могут даже изменить свою функцию, или отбор в популяции может изменить их так, что они станут полезными.

Несмотря на то что большинство мутаций вредны, способность к мутированию чрезвычайно важна, поскольку она дает возможность особям и видам изменяться и приспосабливаться к изменяющимся внешним условиям. Таким образом, мутации — это основа эволюционных изменений. У эукариот спонтанные мутации происходят с частотой около 5×10^{-6} на локус за одно клеточное деление (т. е. один мутантный ген в

данном локусе на 200 000 клеточных делений); вместе с рекомбинациями мутации и создают огромный запас изменчивости, который необходим для эволюционных преобразований посредством естественного отбора.

ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНА

Вопреки представлениям, которые существовали в течение многих лет, и в противоположность тому, что обнаружено у бактерий, гены эукариот, как правило, представлены несколькими копиями. Некоторые гены присутствуют в единственном числе, но многие имеют сотни и даже тысячи копий, которые иногда собраны в группы, а иногда рассеяны по одной или нескольким хромосомам. Основные группы дублированных генов называют сателлитными последовательностями, тандемными кластерами, транспозонами и мультигенными семействами.

Сателлитная ДНК состоит из коротких последовательностей, например АТААТ или АТАТААТ, повторенных миллион раз и составляющих примерно третью часть всего количества нуклеиновых кислот в организме. Почти вся сателлитная ДНК собрана вблизи центромера и на конце хромосом — в районах, которые остаются плотно скрученными и поэтому хорошо окрашиваются на всех стадиях клеточного цикла. По-видимому, сателлитная ДНК играет структурную, а не информационную роль.

Тандемные кластеры — это повторяющиеся последовательности генов, кодирующих белки, в большом количестве которых нуждается клетка, а также гены рРНК, которые у большинства эукариот представлены несколькими сотнями копий. Гены, ответственные за синтез гистонов, имеют от десяти до нескольких сотен копий. Высококопийные гены находятся вместе в одном или нескольких кластерах.



Рис. 9-14. Барбара Мак-Клинток, которой в 1984 г. была присуждена Нобелевская премия за успешную работу в области генетики. Она держит в руках початок кукурузы того типа, который использовала для исследований транспозонов

Транспозоны — последовательности генов, которые повторены тысячи раз. У них обычное соотношение пар оснований А-Т и Г-С и поэтому нормальная плотность. Транспозоны обладают способностью спонтанно менять свое расположение на хромосоме и при этом увлекать с собой другой генетический материал; такие смещения могут оказать существенное влияние на экспрессию гена. Подобные генетические изменения у кукурузы, о которых начиная с конца 1940-х годов сообщала Барбара Мак-Клинтон (рис. 9-14), позволили ей впервые постулировать существование транспозонов. За свои исследования в 1984 г. Мак-Клинтон была удостоена Нобелевской премии. Транспозоны недавно обнаружены у бактерий и эукариот.

Мультигенные семейства — группы генов, встречающиеся у большинства эукариот. Они, по-видимому, возникают в результате дупликаций, перестановок и специализации прежде существовавших генов и имеют огромное значение для эволюции эукариот.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ ФЕНОТИПА

Внешний вид любого организма — его фенотип — это результат большого числа сложных взаимодействующих между собой биохимических процессов. Некоторые из них протекают только во время развития организма, другие продолжают на всех стадиях его жизни. Особенность растений состоит в том, что эти взаимодействия никогда не прекращаются. Простые изменения на уровне ДНК могут сказаться на внешнем облике организма, который сложен и непредсказуем. Когда генетическая наука была еще сравнительно молода, гены описывались по их наиболее обычным фенотипическим проявлениям, таким, как красная окраска лепестков, опушенность и т. д. Однако позднее было обнаружено, что один ген может контролировать целый комплекс признаков — явление, названное *плейотропией*, — и что большинство признаков контролируется совместно многими генами — явление, известное как *эпистаз*. При эпистатическом взаимодействии один ген изменяет фенотипическое проявление другого, неаллельного гена. По-существу ни один ген не действует изолированно; их эффекты всегда модифицируются внутренней средой, которая создается в результате взаимодействия тысяч генов.

Мы долго шли к пониманию механизмов наследственности и становления признаков организма. Однако еще многое предстоит узнать; эта отрасль науки будет сохранять центральное положение в ботанике многие годы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Половое воспроизведение включает в себя два этапа: редукцию диплоидного числа хромосом посредством мейоза и его восстановление путем сингамии.

В результате мейоза образуются гаметы или споры. Гамета — это гаплоидная клетка, которая, сливаясь с другой гаметой, образует диплоидную зиготу. Спора — клетка, которая без слияния с другой клеткой развивается во взрослый организм.

Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра, которые приводят к образованию четырех ядер (или клеток), каждое из которых содержит гаплоидное число хромосом.

В первом делении мейоза гомологичные хромосомы спираются по всей длине. Хромосомы двойные, каждая со-

стоит из двух хроматид. Между хроматидами гомологичных хромосом образуются хиазмы. Хиазмы являются видимым проявлением кроссинговера — обмена фрагментами хроматид между гомологичными хромосомами. Биваленты выстраиваются в случайном порядке в экваториальной плоскости (центромеры спаренных хромосом направлены в разные стороны), так что материнские и отцовские хромосомы полностью перетасовываются во время анафазы I. Подобное перемешивание хромосом и кроссинговер приводят к тому, что продукты мейоза имеют отличные от родительских и друг от друга комбинации хромосом. Таким образом, мейоз позволяет проявиться изменчивости, носителем которой является диплоидный генотип.

Во втором мейотическом делении хромосомы расходятся, как в митозе.

Совокупность генов организма называется генотипом, а совокупность внешних признаков — фенотипом. У диплоидных организмов, т. е. большинства известных видов растений и животных, все гены представлены по крайней мере двумя копиями. Каждый ген пары называется аллелем. Простые фенотипические признаки диплоидных организмов, подобные тем, которые изучал Мендель, детерминируются взаимодействием двух аллелей, присутствующих в аналогичных локусах гомологичных хромосом. Оба аллеля могут быть одинаковыми (гомозиготными) или разными (гетерозиготными). Соответственно в диплоидном организме труднее уловить мутации, чем в гаплоидном, но у последнего они могут быть важны в эволюционном отношении. Существует несколько типов мутаций: точечные мутации, делеции, эффект положения, инверсии, транслокации и изменения числа хромосом.

Несмотря на то что в генотипе представлены оба аллеля, в фенотипе проявляется только один. Аллель, который проявляется в фенотипе, называют доминантным, а фенотипически скрытый — рецессивным. Когда скрещиваются два организма, каждый из которых гетерозиготен по данной паре аллелей, то фенотипическое соотношение доминантов и рецессивов в потомстве составит 3:1. Если действия одного аллеля недостаточно для того, чтобы замаскировать действие другого (неполное доминирование), соотношение фенотипов составит 1:2:1.

У эукариот гены обычно представлены несколькими копиями; иногда сотнями и даже тысячами, которые могут быть разбросаны по хромосоме или сгруппированы вместе. Основные группы дублированных генов называются сателлитными последовательностями, tandemными кластерами, транспозонами и мультигенными семействами. Tandemные кластеры генов ответственны за синтез веществ (например, гистонов), которые нужны клетке в больших количествах. Транспозоны — последовательности генов, повторенные тысячи раз, — способны самопроизвольно менять свое расположение на хромосоме, захватывая при перемещении и другой генетический материал, что может серьезно влиять на проявление гена.

Данный признак обычно проявляется в результате взаимодействия многих генов, и это можно считать главной причиной того, что ученым до двадцатого столетия было так трудно открыть законы генетики.

Способ расщепления большинства признаков непрерывный и контролируется многими генами. Некоторые из них влияют на другие гены (явление эпистаза). Кроме того, один ген может контролировать несколько признаков организма (плейотропия).

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Goodenough, Ursula: 3rd ed., Holt, Rinehart & Winston, New York, 1983.

Вполне современная оценка генетики с молекулярных позиций; уделяется большое внимание генетике бактерий.

Judson, Horace: *The Eighth Day of Creation*, Simon and Schuster, New York, 1979.

История решения загадок современной генетики, рассказанная участниками. Прекрасная оценка науки в действии.

Peters, James A. (Ed.): *Classic Papers in Genetics*, Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, N. J. 1960.

Как и прежде, мы благодарны Р. Насс за ее великолепные рисунки и Д. Нейбергеру за его отличные фотоснимки. Ряд прекрасных рисунков для этого издания выполнила также Э. Дадли.

Хотелось бы поблагодарить еще ряд лиц из Висконсинского университета, а именно: К. Липке за цветные фотографии, Дж. Арнолд за перепечатку рукописи, а также Д. Хоан, Дж. Варнер, Д. Уэнтленд, Л. Ван, Г. Уильямса, О. Зизич-

Книга содержит статьи большинства ученых, сделавших важные открытия в генетике, — Менделя, Саттона, Моргана, Бидла и Татума, Уотсона и Крика, Бензера и т. д. Книга очень интересная и удивительно легко читается, а оригинальные статьи порождают чувство сопричастности, которого не может достичь никакое другое изложение.

Strickberger, Monroe W.: *Genetics*, 3rd ed., Macmillan Publishing Co., Inc., New York, 1985.

Будучи традиционным и связным изложением состояния генетики, эта книга гораздо шире по охвату, чем большинство учебников этого уровня.

Издательство», приложившим значительные усилия для того, чтобы обеспечить высокое качество этой книги и сделать ее максимально полезной.

*Питер Рейвн
Рей Эверт
Сьюзи Айкхорн
Март 1986*

Глава 10

Классификация живых существ

В биосфере сосуществуют не менее 5 млн. разных типов живых организмов. Мы, люди, отличаемся от прочих существ большей любознательностью и способностью к речи. Именно благодаря этим двум особенностям мы давно стремимся побольше узнать о других существах и обменяться о них информацией. По мере увеличения сведений об организмах возникла необходимость знать названия, данные им разными народами, чтобы усвоить то, что уже известно другим, и сообщить окружающим новую информацию.

Большинству хорошо известных организмов даны народные названия, но даже для простейших целей их недостаточно. Иногда они вводят в заблуждение, в частности когда мы обмениваемся информацией с людьми из разных частей света. Так, словами *сусатог* или *cowslip* в Великобритании и Северной Америке могут обозначаться разные растения. *Pine* в Европе и США означает «сосна», а в Австралии — «араукария». *Yam* на юго-востоке США совсем не такой овощ, как в Вест-Индии. Наличие разных языков безнадёжно усложняет проблему. Поэтому биологи обозначают организмы латинскими названиями, официально признанными международными организациями ботаников, бактериологов и зоологов.

Эти латинские термины произошли от народных названий растений, т. е. тех самых, о которых шла речь выше. Разные группы организмов издавна объединялись в определённые «типы», такие, как «дубы», «розы», «одуванчики» и т. д. В средние века, когда возрос интерес к обмену информацией об организмах, языком науки была латынь, поэтому в качестве стандарта были приняты латинские названия этих «типов», широко распространившиеся в книгах, печатавшихся вновь открытым наборным способом. Названия часто заимствовались из древнеримских источников. В других случаях их заново изобретали или латинизировали известные слова. Эти «типы» в конце концов стали называться *родами*, а отдельные их представители, например красный дуб или иволжистый дуб, — *видами*.

Первоначально виды определялись по-латыни описательно — иногда одним, иногда многими словами; такие многословные наименования называются полиномиальными, или полиноменами. Первое слово в полиномене — название рода, к которому принадлежит растение. Так, все дубы определялись полиноменами, начинающимися со слова *Quercus*, а все розы — со слова *Rosa*. Древние латинские названия этих растений продолжают использоваться для обозначения родов вплоть до настоящего времени.



БИНОМИАЛЬНАЯ (БИНАРНАЯ) СИСТЕМА

Упрощение в системе наименования живых существ было сделано шведским профессором и натуралистом XVIII в. Карлом Линнеем (рис. 10-2), поставившим перед собой грандиозную цель — назвать и описать все известные растения, минералы и всех животных. В 1753 г. он опубликовал двухтомную работу «Species Plantarum» («Виды растений»), используя полиномиальные обозначения всех видов растений как способ их описания и наименования. Во многих случаях он изменил обозначения, использованные его предшественниками, для удобства сравнения полиноменов, относящихся к разным видам одного рода. Линней считал эти полиномены истинными названиями включенных в книгу видов, однако, добавив одно важное новшество, здесь же заложил основу бинарной номенклатуры — единственной системы биологических названий, которую мы используем в настоящее время. На полях «Species Plantarum» рядом с «истинным» полиномиальным названием он писал слово, которое в сочетании с родовым названием давало удобное «стенографическое» обозначение вида. Например, в случае котловника, который официально именовался *Nepeta floribus interrupte spicatis pedunculatis* (что означает «*Nepeta* с цветками в прерывистом колосе на ножках»), Линней поместил на полях слово «cataria» (означающее «связанная с котами»), тем самым подчеркивая всем известную притягательность растения для этих животных. Он сам и его современники вскоре начали называть вид просто *Nepeta cataria*. Именно так он официально именуется и в наши дни.

Удобство этой новой системы было очевидным, и громоздкие полиномены вскоре были заменены биномиальными, или бинарными («двучленными»), названиями. Первое бинарное название, присвоенное определенному виду, имеет приоритет над всеми прочими, данными этому же виду позднее. Правила присвоения ботанических названий растениям содержатся в «Международном кодексе ботанической номенклатуры», который периодически пересматривается на Международных ботанических конгрессах, созываемых каждые шесть лет.

Название вида состоит из двух частей — родового и видового названий, причем родовое название может употребляться и самостоятельно, когда речь идет о целой группе видов, составляющих данный род. Например, на рис. 10-3 изображены три вида рода фиалка (*Viola*). Если выясняется, что первоначально вид был отнесен к какому-то роду неправильно, вторая часть полного названия — *видовой эпитет* — переносится вместе с ним в новый род. Если в этом роде уже имеется вид с таким эпитетом, для переносимого вида должно быть найдено другое название. Для каждого вида существует типовой образец, обычно гербарный экземпляр растения, хранящийся в музее и описанный человеком, первым назвавшим этот вид, или последующим автором, в случае если первый этого не сделал. Типовой образец служит основой для сравнения разных гербарных экземпляров, когда определяется их принадлежность к данному виду.

Видовое название бессмысленно, если оно написано отдельно от родового; например, *biennis* (двулетний) может относиться к любому из многих видов в разных родах, име-



Рис. 10-2. Карл Линней (1707—1778) — натуралист, разработавший бинарную систему наименования организмов. Он полагал, что каждое живое существо более или менее точно соответствует некой идеальной модели и классификация позволяет постичь великий план божественного творения

ющих в своем названии этот эпитет. Так, *Artemisia biennis*, (вид полыни) и *Lactuca biennis* (вид латука) — два очень разных представителя семейства сложноцветных, а *Oenothera biennis*, ослинник двулетний, принадлежит к совсем другому семейству. Чтобы не было путаницы, видовому названию всегда предшествует название рода, в который входит вид, или его начальная буква, например *O. biennis* (*Oenothera biennis*). Названия родов и видов набираются курсивом или подчеркиваются в рукописном и машинописном тексте.

Некоторые виды включают две или более рас, называемых подвидами или разновидностями, которые в целом похожи друг на друга, однако имеют одно или несколько важных отличий. В результате такого подразделения названия растений и животных могут иногда состоять из трех и более частей, хотя бинарная номенклатура и остается основой классификации. Так, персиковое дерево называется *Prunus persica* var. *persica*, а нектарин — *Prunus persica* var. *nectarina*. Названия подвидов и разновидностей также выделяются курсивом или подчеркиваются, и у описанных первыми (в хронологическом порядке) подвидов или разновидностей повторяют видовые.

Что такое вид?

Группы популяций, довольно сильно похожих друг на друга и в меньшей степени — на другие, называются *видами*, но рамки этого термина сильно варьируют в разных группах организмов. Латинское слово «species», переводимое как «вид», не имеет какого-либо особого смысла, а просто означает «тип» или «сорт». Изменчивость разных групп организ-

Рис. 10-1. Бабочка *Harknclenus titus* на цветке ластовня клубневидного (*Asclepias tuberosa*)

Рис. 10-3. Три представителя рода фиалка. А. Фиалка клювовидная (*Viola rostrata*), растущая в умеренных областях востока Северной Америки до Великих Озер на западе. Б. *Viola quercetorum*, желтоцветковая фиалка Калифорнии и южного Орегона. В. Анютины

глазки, *Viola tricolor* var. *hortensis*, однолетняя культивируемая разновидность в основном многолетнего дикорастущего вида, обычного в Западной Европе. Эти фотографии демонстрируют различия в окраске и размере цветков, в форме листовой пластинки и характере

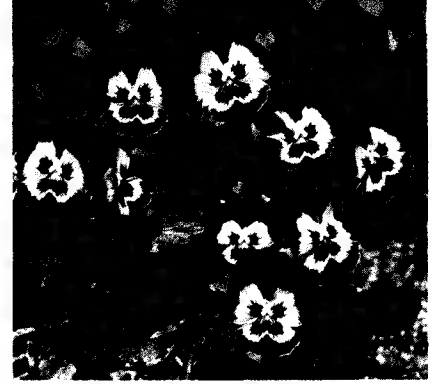
ее края, а также в других признаках, позволяющие разграничить виды этого рода, даже если между всеми ними и имеется общее сходство. Известно около 500 видов фиалок; большинство их растет в умеренных областях Северного полушария



А



Б



В

мов как результат эволюционных процессов (обсуждаемых в гл. 28) весьма неодинакова, так что понятие «species» не может применяться для всех существ однозначно. Например, генетические рекомбинации в некоторых группах неизвестны (в частности, у водорослей, родственных эвглене, и у большинства бактерий), в то время как в других группах широко распространено скрещивание различных форм, а часто имеет место и межвидовая гибридизация. Несмотря на такие различия, термин «вид» удобен для обсуждения и классификации организмов.

Другие таксономические группы

Линней и его предшественники признавали царства растений, животных и минералов. Царство до сих пор остается наиболее крупной единицей биологической классификации. Между уровнями рода и царства ученые используют еще

несколько таксономических категорий. Так, роды группируются в *семейства*, семейства в *порядки*, порядки в *классы*, классы в *отделы*, а те в *царства*. Группы, которые ботаники называют порядками и отделами, в зоологии называются соответственно отрядами и типами — это неудобное различие имеет исторические корни.

Существующие правила образования названий различных категорий дают возможность распознавать их уровень. Например, названия семейств растений, за очень немногими исключениями, имеют окончание -aceae. Иные, традиционные, названия допускаются как альтернативные лишь в немногих случаях, например семейство Fabaceae (бобовые) может также называться Leguminosae; Apiaceae (зонтичные) — Umbelliferae; Asteraceae (сложноцветные) — Compositae. Названия порядков растений оканчиваются на -ales. Никакие научные названия, кроме названий родов и видов, не пишутся курсивом и не подчеркиваются.



А

25 мкм



Б

10 мкм



В

100 мкм

Рис. 10-4. Monera. В это царство входят бактерии, единственная группа прокариот. А. *Lactobacillus acidophilus*

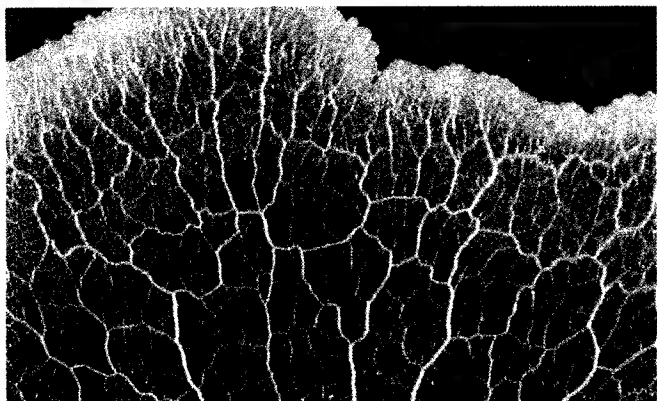
— бактерия, вызывающая скисание молока. Б. Желеобразная колония цианобактерии *Nostoc*. Цианобактерии —

одна из наиболее многочисленных групп фотосинтезирующих бактерий. В. Нитчатая цианобактерия *Oscillatoria*

Рис. 10-5. Protista. А. Плазмодий плазмодияльного слизевика *Physarum* на агаровой культуральной среде. Б. *Postelsia palmiformis* — бурая водоросль, называемая также «морской пальмой», на обна-

жающихся в отлив скалах около острова Ванкувер (Британская Колумбия) В. Подвижная колониальная зеленая водоросль *Volvox*. Г. Красная водо-

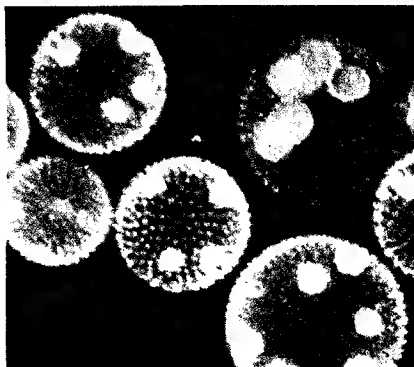
росль *Sebdenia polydactyla*. Д. Пеннатная диатомовая водоросль со сложно ornamentированным панцирем, характерным для этой группы



А



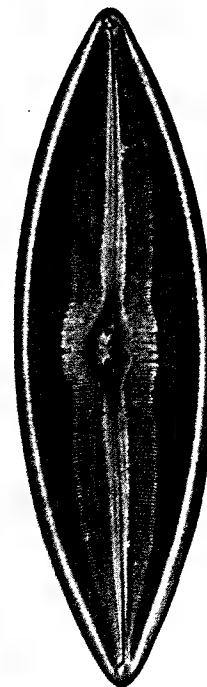
Б



В



Г



Д

Примеры классификации кукурузы (*Zea mays*) и широко культивируемого съедобного гриба шампиньона (*Agaricus campestris*) приведены в табл. 10-1.

ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ ОРГАНИЗМОВ

В линнеевское время все организмы считались либо растениями, либо животными. Животные росли лишь до тех пор, пока не становились взрослыми, передвигались, заглатывали пищу и дышали. Растения не передвигались, считалось, что они не дышат, не питаются и могут расти неограниченно долго.

Когда открывали новые группы организмов, их относили либо к растениям, либо к животным. Так, грибы и бактерии стали считаться растениями, а простейшие — животными. Наконец, были открыты организмы, сходные с хламидомонадой, плавающей зеленой водорослью, которая передвигается, но пищу для себя производит сама. Такие существа уже трудно отнести к животным или растениям, и к тридцатым годам XX в. традиционное деление живого на два царства практически стало считаться историческим курьезом.

К сожалению, приемлемой во всех отношениях альтернативы предложено не было и ученые не пришли к единому мнению о том, сколько царств признавать и какие организмы включать в каждое царство. Более того, старое деление на растения и животных еще находит широкое отражение в организации факультетов учебных заведений, в исследовательских проектах и структуре учебников (включая тот, что перед вами). Все группы, традиционно относимые к растениям или изучаемые в курсах ботаники, рассматриваются в этой книге.

Прокариоты

Как говорилось в гл. 2, в настоящее время очевидно, что наиболее выражена в мире живого граница между прокариотами и эукариотами (рис. 10-8). Прокариоты, или бактерии, включают много подгрупп, в том числе цианобактерии (прежде известные как «сине-зеленые водоросли»). Они составляют царство Молега и отличаются от эукариот гораздо больше, чем растения и животные друг от друга.

Бактерии (подробно рассматриваемые в гл. 11) не имеют



А



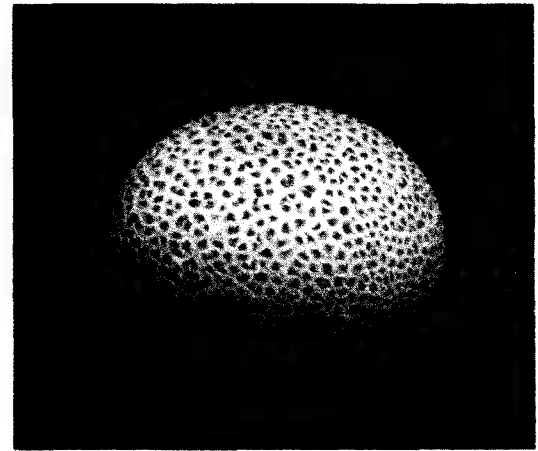
Б



В

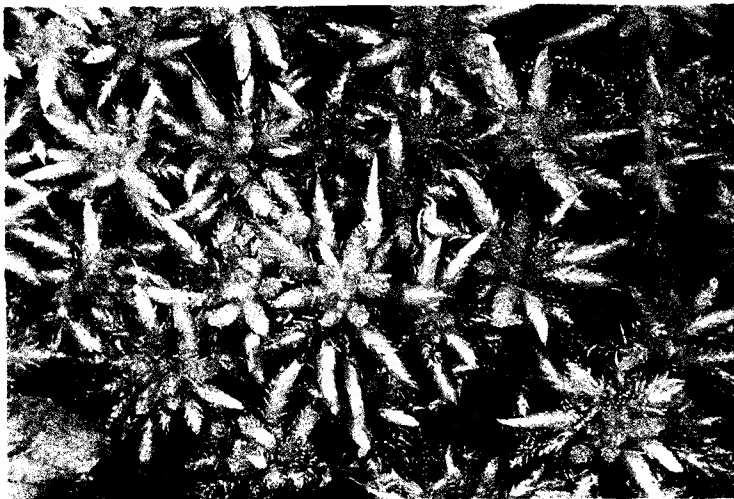


Г



Д

Рис. 10-6. А. Лишайник *Pseudocercophalaria anthraspis* на стволе дерева. Б. Мухажурчалка (*Syrphus*), погибшая от поражения грибом *Entyria muscae* из зигомицетов. В. Рогатиковый гриб семейства *Clavariaceae*. Г. Шляпочный гриб из рода *Marasmius* с капельками росы, растущий в дождевом лесу в Перу. Д. Дождевик *Scleroderma aurantiium*



А



Б

Рис. 10-7. Растения. А. Торфяной мох *Sphagnum* из отдела *Bryophyta* образует обширные болота в холодных и умеренных областях земного шара. Б. *Marchan-*

tia — наиболее известный слоевищный печеночник из того же отдела; широко распространенный род, растущий на влажной почве и скалах. В. Плаун паль-

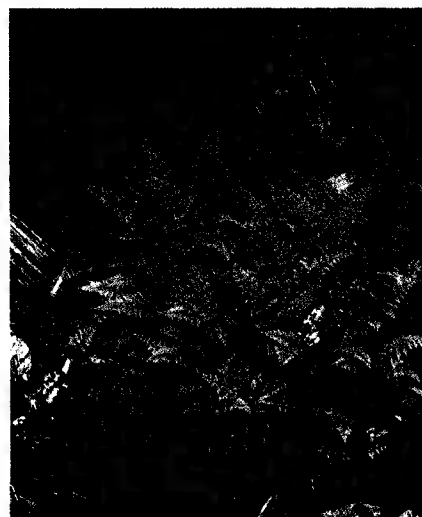
чатый, *Lycopodium digitatum* (отдел *Lycophyta*). Г. Хвощ лесной, *Equisetum sylvaticum* (отдел *Sphenophyta*). Д. Плато-ротник *Cystopteris bulbifera* (отдел *Pter-*



В



Г



Д



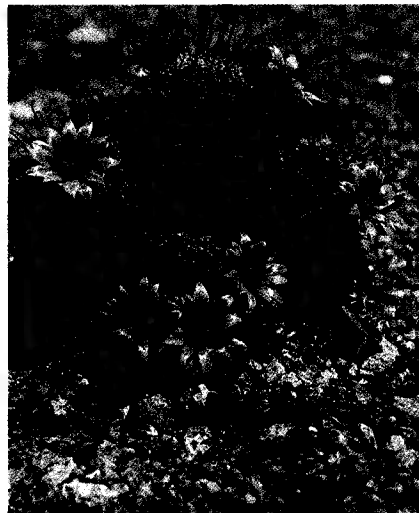
Е



З



К



Ж



И

rophyta). Е. Одуванчик *Taraxacum officinale* и Ж — кактус *Mamillaria microcarpa* из двудольных (класс *Dicotyledones*, отдел *Anthophyta*). З. Ячмень гривастый (*Hordeum jubatum*) и И — орхидея из рода *Cymbidium* — однодольные растения (класс *Monocotyledones*, отдел *Anthophyta*). К. Сосна Ламберта (*Pinus lambertiana*) и кедр ладаный (*Calocedrus decurrens*) относятся к хвойным (отдел *Coniferophyta*).



Таблица 10-1. Биологическая классификация

Обратите внимание, как много можно сообщить об организме, если известно его место в системе. Приводимые здесь описания не являются исчерпывающими определениями разных категорий, но дают некоторое представление о них

Кукуруза		
Категория	Название	Описание
Царство	Plantae (растения)	Наземные организмы; имеют хлорофиллы <i>a</i> и <i>b</i> в хлоропластах; структурно дифференцированы
Отдел	Anthophyta (цветковые)	Сосудистые растения с семенами и цветками; семязачатки в завязи; оплодотворение двойное
Класс	Monocotyledones (однодольные)	Зародыш с одной семядолей; число частей цветка обычно кратное трем; много проводящих пучков, рассеянных в стебле
Порядок	Commelinales (коммелиновые)	Однодольные с волокнистыми листьями; характерны редукция и срастание частей цветка
Семейство	Poaceae (злаки)	Однодольные с полыми стеблями и редуцированными зеленоватыми цветками; плод — специализированная семянка (зерновка)
Род	<i>Zea</i>	Мощные злаки с раздельными мужскими и женскими соцветиями; зерновки мясистые
Вид	<i>Zea mays</i>	Кукуруза

Съедобный шляпочный гриб		
Категория	Название	Описание
Царство	Fungi (грибы)	Неподвижные, многоклеточные, гетеротрофные организмы с абсорбционным способом питания; в клеточных оболочках преобладает хитин
Отдел	Basidiomycota (базидиомицеты)	Дикариотические грибы, образующие базидии с четырьмя спорами (базидиоспорами)
Класс	Hymenomycetes (гименомицеты)	Базидиомицеты, образующие «плодовые тела» (базидиокарпы) и булабовидные несептированные базидии на поверхности пластинок или пор
Порядок	Agaricales (агариковые)	Грибы с мясистыми базидиокарпами, несущими радиально расходящиеся пластинки или пористый гименофор
Семейство	Agaricaceae (шампиньоновые)	Пластинчатые агариковые
Род	<i>Agaricus</i> (шампиньон)	Грибы с мяскомясистым базидиокарпом и темными спорами; имеют центральную ножку и не соединяющиеся с ней пластинки
Вид	<i>Agaricus campestris</i>	Шампиньон обыкновенный

отграниченных мембранами клеточных органелл, микротрубочек или сложных жгутиков с характерной (9+2)-структурой, свойственных эукариотам. Их генетический материал сосредоточен в единственной кольцевой молекуле ДНК, не связанной с белками. Хотя некоторые механизмы генетической рекомбинации и известны у бактерий, она происходит нечасто, а если и происходит, то без участия половых процессов. Бактерии во многих отношениях отличаются от эукариот и биохимически.

Вирусы

Как будет показано в гл. 12, вирусы являются участками ДНК или РНК, которые приобрели способность использовать аппарат других клеток для самовоспроизведения. Они образуют собственную белковую оболочку, предохраняющую их от разрушения при перемещении от одного хозяина к другому.

Рис. 10-8. Электронные микрофотографии. А. Прокариотическая цианобактерия *Anabaena*. Б. Эукариотическая клетка листа сахарной свеклы (*Beta vulgaris*). Можно видеть более сложное строение эукариотической клетки, имеющей заметное ядро и хлоропласты



Эукариоты

Все эукариоты имеют ядро, четко отграниченное двойной мембраной (ядерной оболочкой). Внутри него находятся сложные хромосомы, в которых ДНК связана с белками. Хромосомы регулярно митотически делятся. Жгутики и реснички эукариот имеют характерную (9+2)-структуру из микротрубочек (описанную в гл. 2). Последние встречаются также в цитоплазме, которая сложным образом расчленена мембранами. В клетках всех эукариот имеются органеллы, включая митохондрии. У эукариотических организмов, особенно у растений, часто также встречаются вакуоли, окруженные единственной мембраной, или тонопластом.

Кроме того, многие эукариоты характеризуются двумя важными чертами, отсутствующими у бактерий: интегрированной многоклеточностью и половым размножением. Бактериальные клетки после деления иногда остаются вместе, образуя нитчатые или даже трехмерные скопления, но в этом случае протоплазматических связей между отдельными клетками обычно нет, а следовательно, говорить об общих свойствах целой нити или массы также нельзя. У растений протопласты смежных клеток связаны плазмодесмами, пронизывающими клеточные стенки. У животных клеточных стенок нет и клетки разделены главным образом своими плазматическими мембранами.

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ СРЕДИ ЭУКАРИОТ

Одна из часто используемых систем классификации делит организмы на пять царств: прокариотическое (Monera, или бактерии) и четыре эукариотических (рис. 10-9). Бактерии резко отличаются от всех эукариот, так что выделение их в отдельное царство вполне оправданно. Что же касается эукариот, то взаимосвязи здесь гораздо менее ясны. Большинство типов и отделов (эквивалентные категории, имеющие разные названия у животных и растений, что, кстати, вносит путаницу в классификацию протистов) состоит целиком из одноклеточных организмов, которые удивительно разнообразны. Эти группы и, как будет показано, некоторые из связанных с ними многоклеточных линий составляют царство протистов (Protista).

Происхождение многоклеточности

В истории эукариот многоклеточные организмы возникали от одноклеточных предков неоднократно. В каждом таком случае предки, если они известны, относятся к царству про-

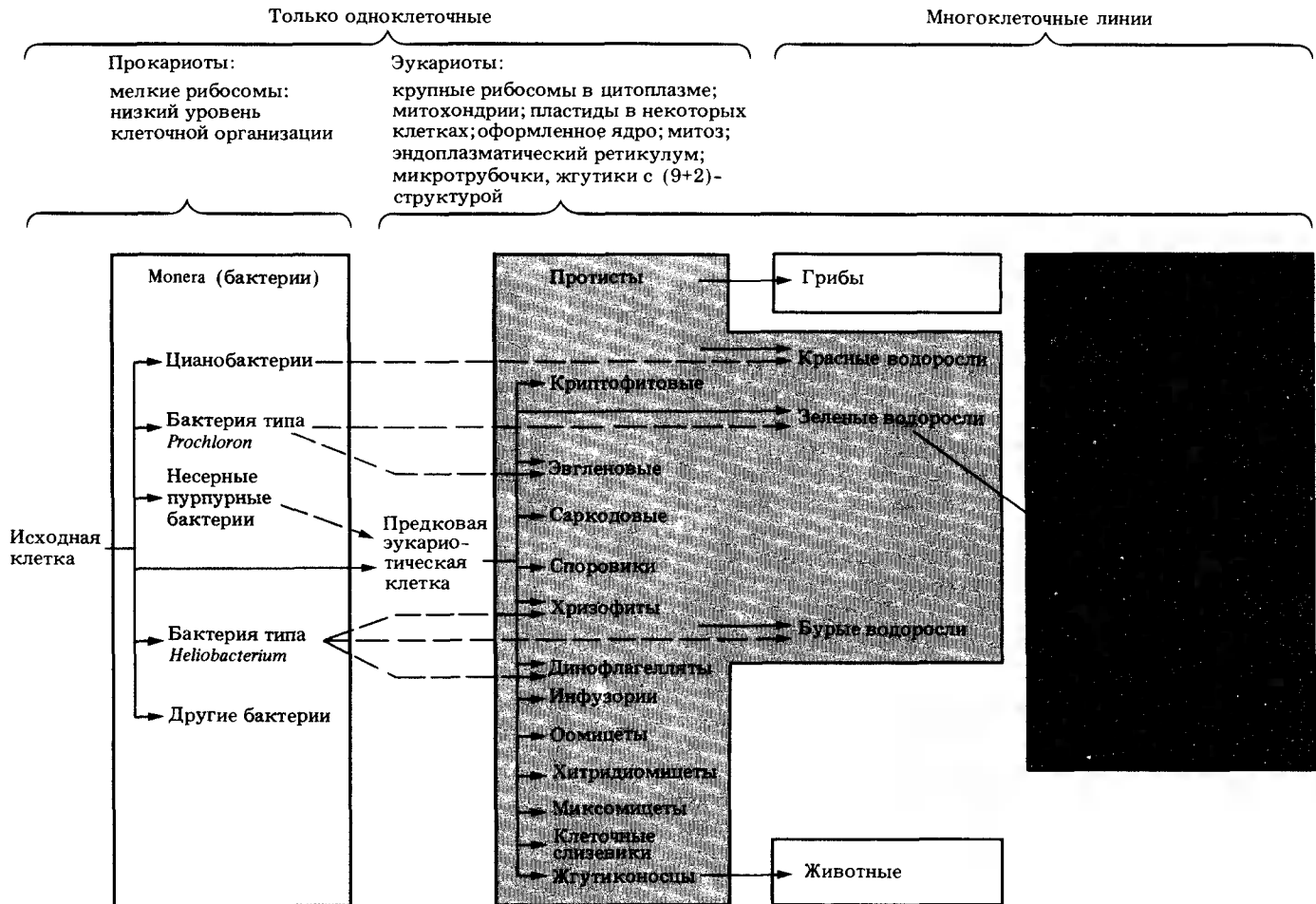
тистов. Три группы многоклеточных являются особенно крупными и своеобразными. Это растения (Plantae), животные (Animalia) и грибы (Fungi), которых мы считаем отдельными царствами. К ним относятся почти исключительно многоклеточные организмы, хотя известны немногие одноклеточные грибы (дрожжи), происшедшие, вероятно, от многоклеточных предков. Растения, животные и грибы наверняка возникли от разных групп одноклеточных протистов. Они резко различаются по способу питания: растения сами производят свою пищу, животные ее заглатывают, а грибы выделяют пищеварительные ферменты, расщепляющие пищу вне организма, а затем абсорбируют (всасывают) ее.

Кроме этих основных групп многоклеточных, выделяемых в отдельные царства, имеются еще три отдела, в которых хорошо представлены многоклеточные организмы. Бурые водоросли являются исключительно многоклеточными, красные — почти полностью, а зеленые водоросли включают большое число и одноклеточных, и многоклеточных форм. Так как представители этих отделов способны к фотосинтезу и среди них немало многоклеточных, некоторые ученые считают, что их следует отнести к царству растений. Однако, поскольку красные и бурые водоросли не имеют общего предка с зелеными водорослями и растениями, такая точка зрения совершенно очевидно неверна с эволюционной точки зрения. Зеленые водоросли включают предков растений, но резко отличаются от любых современных форм последних (хотя бы водным образом жизни). По этим причинам мы предпочитаем признавать растения отдельным царством, а красные, бурые и зеленые водоросли относить к протистам. Хотя эти группы и отличаются большим количеством многоклеточных организмов, следует учесть, что большинство отделов и типов протистов также имеют по крайней мере несколько многоклеточных представителей.

Рис. 10-9. Одна из возможных схем эволюционных взаимосвязей между организмами. Сплошные линии показывают филогенетические связи, пунктирные — установление симбиотических отношений. Все эукариоты произошли от

одной линии клеток, содержащих митохондрии, которым в свою очередь дали начало симбиотические бактерии. Из этой линии выводится все разнообразие одноклеточных протистов. Протисты, вступившие в симбиоз с разными

группами фотосинтезирующих бактерий, дали начало нескольким разным линиям современных водорослей. От определенных групп одноклеточных протистов произошли грибы, растения и животные



Митохондрии и хлоропласты

Одним из наиболее значительных событий в эволюции эукариот было приобретение ими митохондрий и хлоропластов. Как показано в гл. 2, можно утверждать, что эти сложные органеллы имеют симбиотическое происхождение, что подтверждается их структурой и природой их наследственного аппарата. Митохондрии особенно похожи на прокариот, называемых пурпурными несерными бактериями (см. гл. 11). У этой группы плазматическая мембрана несет причудливые складки, пронизывающие всю цитоплазму и напоминающие кристы митохондрий. Имеется и биохимическое сходство.

Хлоропласты, по-видимому, представляют собой потомков по крайней мере трех разных групп симбиотических фотосинтезирующих аэробных бактерий. Разные отделы фотосинтезирующих протистов («водорослей»), очевидно, не всегда родственны друг другу и приобрели свои хлоропласты в далеком прошлом независимо и одновременно. Некоторые из бактерий, вероятно связанные с происхождением хлоропластов, будут рассматриваться в гл. 11, 14 и 15.

ФОРМАЛЬНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

Ниже приводится краткий обзор использованной в этой книге системы классификации, в которой признается пять царств организмов (табл. 10-2).

Царство Монога

В состав этого царства входят бактерии, т. е. прокариотические организмы без ядерных оболочек, пластид, митохондрий и жгутиков с (9+2)-структурой. У них одноклеточная или колониально-одноклеточная организация (см. рис. 10-4) без протоплазматических связей между клетками. Большинство групп питается абсорбционно, но некоторые фото- или хемо-синтезирующие. Размножаются преимущественно клеточным делением, хотя у нескольких групп встречается генетическая рекомбинация. Передвигаются с помощью простых жгутиков или скольжением или неподвижны. Подробно рассматриваются в гл. 11.

Таблица 10-2. Классификация живых организмов, которые традиционно относили к растениям (краткие описания этих групп см. Приложение А)

Прокариоты		
Царство Monera	Бактерии	
Эукариоты		
Царство Protista	Гетеротрофные протисты	Отдел Oomycota (оомицеты, или водные плесени) Отдел Chytridiomycota (хитридиомицеты) Отдел Acrasiomycota (клеточные слизевики) Отдел Mucromycota (плазмодияльные слизевики)
	Фотосинтезирующие протисты («водоросли»)	Отдел Chrysophyta (диатомовые и золотистые водоросли) Отдел Pyrrophyta (динофлагелляты) Отдел Euglenophyta (эвгленовые) Отдел Rhodophyta (красные водоросли) Отдел Phaeophyta (бурые водоросли) Отдел Chlorophyta (зеленые водоросли)
Царство Fungi	Грибы	Отдел Zygomycota (зигомицеты) Отдел Ascomycota (аскомицеты) Отдел Basidiomycota (базидиомицеты)
Царство Plantae	Моховидные	Отдел Bryophyta (моховидные) Класс Hepaticae (печеночники) Класс Anthocerotae (антоцеротовые) Класс Musci (мхи)
	Сосудистые растения Споровые	Отдел Psilotophyta (псилотофиты) Отдел Lycophyta (плауновидные) Отдел Sphenophyta (хвощевидные) Отдел Pterophyta (папоротники)
	Семенные	Отдел Cycadophyta (саговниковые) Отдел Ginkgophyta (гинкговые) Отдел Coniferophyta (хвойные) Отдел Gnetophyta (гнетовые) Отдел Anthophyta (покрытосеменные, или цветковые) Класс Dicotyledones (двудольные) Класс Monocotyledones (однодольные)

Царство Protista

Это царство (см. рис. 10-5) в принятом здесь объеме охватывает все организмы, раньше рассматривавшиеся как простейшие (одноклеточные «животные»), а также все традиционные «водоросли», за исключением «сине-зеленых», являющихся на самом деле одной из групп бактерий. Термин «водоросли» неформальный; он используется для обозначения фотосинтезирующих эукариот, не относящихся к растениям, и цианобактерий; почти все водоросли живут в воде. В царство протистов включаются также некоторые гетеротрофные организмы, в том числе водные плесени и родственные формы (отдел Oomycota), хитридиомицеты (отдел Chytridiomycota), клеточные слизевики (отдел Acrasiomycota) и плазмодияльные слизевики (отдел Mucromycota). Эти четыре группы традиционно относили к грибам.

Репродуктивные циклы представителей этого царства разнообразны, но в типичном случае включают и клеточное деление, и половое размножение. Протисты передвигаются с помощью жгутиков или ресничек, имеющих (9+2)-структуру, или путем амебоидного движения; могут быть и неподвижными. Преимущественно одноклеточные их группы, включенные в эту книгу, рассматриваются в гл. 14, а три важнейшие группы водорослей — зеленые, бурые и красные — в гл. 15. Гетеротрофные протисты, известные под названием простейшие (Protozoa), которых традиционно относят к животным, в этой книге не обсуждаются.

Таким образом, протисты — это весьма неоднородная группа одноклеточных, колониальных и многоклеточных эукариот, не имеющих отличительных признаков животных, растений или грибов.

Царство Animalia

К этому царству относятся многоклеточные организмы с лишними оболочками эукариотическими клетками без пластид и фотосинтетических пигментов. Питание осуществляется в основном путем заглатывания пищи и переваривания ее во внутренней полости, но некоторые формы пищу абсорбируют, а у ряда групп нет внутренней пищеварительной полости. Уровень организации и дифференцировки тканей у сложно устроенных животных намного превосходит известный у других царств, что в первую очередь объясняется развитием сложных сенсорной и нейромоторной систем. Подвижность организмов (или, у сидячих форм, их частей) обусловлена сократимыми фибриллами. Размножение преимущественно половое. Животные рассматриваются в этой книге только с точки зрения некоторых их взаимоотношений с растениями и другими обсуждаемыми здесь организмами.

Царство Fungi

Грибы (см. рис. 10-6) — неподвижные нитчатые эукариоты без пластид и фотосинтетических пигментов, абсорбиру-

ющие питательные вещества из мертвых или живых организмов. Грибы традиционно относили к растениям, но сейчас уже не осталось сомнений в том, что они являются независимой эволюционной линией. Кроме нитчатой структуры, грибы практически не имеют ничего общего ни с одной из групп, относимых к водорослям. Их клеточные оболочки имеют хитиновый матрикс; структуры, в которых формируются споры, часто сложно устроены. Репродуктивные циклы грибов, которые также могут быть весьма непростыми, обычно включают как половые, так и неполовые процессы. Этому царству посвящена гл. 13.

Царство Plantae

Это царство объединяет моховидных (мхи, печеночники, антоцеротовые) и девять отделов сосудистых растений — фотосинтезирующие организмы, приспособленные к жизни на суше. Их предками были специализированные зеленые водоросли. Все растения многоклеточные и состоят из эукариотических клеток с вакуолями и целлюлозными клеточными оболочками. Главный способ питания — фотосинтез, хотя некоторые виды стали гетеротрофными. В ходе эволюции растений на суше происходила их структурная дифференцировка с тенденциями к развитию специализированных фотосинтезирующих, закрепляющих и опорных органов (см. рис. 10-7). У более сложно устроенных групп такая организация привела к появлению особых ассимиляционных, проводящих и покровных тканей. Размножение растений преимущественно половое с чередованием гаплоидного и диплоидного поколений. У более продвинутых представителей царства гаплоидное поколение (гаметофит) в ходе эволюции редуцировалось. Моховидные рассматриваются в гл. 16, а сосудистые растения в гл. 17, 18 и 29.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

ДНК у бактерий не дублирована, как у диплоидных эукариот; несмотря на это, и у прокариот известно несколько способов генетической рекомбинации. Как более подробно описывается в гл. 11, часть их генетического материала может быть перенесена из одной клетки в другую, но механизма, сравнимого с мейозом, посредством которого она затем регулярно передавалась бы по наследству вместе с генетическим материалом клетки-реципиента, здесь нет.

Единственным способом устойчивой передачи новой генетической информации у прокариот является встраивание полученного фрагмента в молекулу бактериальной ДНК. Этот способ не точен и с трудом воспроизводим.

Половое размножение с регулярным чередованием мейоза и сингамии имеет высокое селективное преимущество, поскольку служит основным механизмом возникновения и поддержания изменчивости природных популяций эукариот. Изменчивость, как мы узнаем из гл. 28, — важнейшая предпосылка приспособляемости живых организмов к окружающей среде в процессе эволюции.

Эволюция диплоидии

Первые эукариотические организмы были, вероятно, гаплоидными и размножались бесполом путем, однако с распространением среди них полового размножения началась эволюция диплоидии. По-видимому, она возникла первоначально при объединении двух гаплоидных клеток в диплоидную зиготу. Такое эволюционное событие скорее всего имело место неоднократно. Можно полагать, что зигота затем немедленно мейотически разделилась, восстановив гаплоидное состояние (рис. 10-10 и 10-11, А). У организмов с простым типом жизненного цикла зигота является единственной диплоидной клеткой.

«Случайно» (а такой «случай» произошел в нескольких разных эволюционных линиях) некоторые из этих зигот поделились не мейотически, а митотически, дав в результате начало организму, состоящему из диплоидных клеток, вступающих в мейоз позднее. У животных подобный отсроченный мейоз ведет к образованию гамет — яйцеклеток и спермиев. Гаметы затем сливаются, что непосредственно восстанавливает диплоидное состояние (рис. 10-10 и 10-11, Б). Таким образом, у животных гаметы являются единственными гаплоидными клетками.

У растений мейоз приводит к образованию спор, а не гамет. Споры — это клетки, способные делиться митотически, давая многоклеточный гаплоидный организм; этим они отличаются от гамет, которые могут развиваться только после слияния друг с другом. Многоклеточные гаплоидные особи, чередующиеся с диплоидными формами, характерны для растений, некоторых бурых, красных и зеленых водорослей, двух близкородственных родов хитридиомикетов и других групп протистов, не рассматриваемых в этой книге.

Рис. 10-10. Эволюция генетических систем. Каждый из кругов соответствует определенному типу жизненного цикла. Наиболее примитивные эукариоты были, несомненно, гаплоидными на протяжении большей части своего жизненного цикла (круг, очерченный одной линией, внизу слева). В этом случае мейоз (обозначен четырьмя жирными точками) происходит сразу после оплодотворения (показано цветной стрелкой). Другие жизненные циклы отличаются от гаплоидного моментом оплодотворения и протяженностью диплоидной фазы (обозначена внешней линией круга). Внутри кругов указаны некоторые современные группы организмов, характеризующиеся данным жизненным циклом

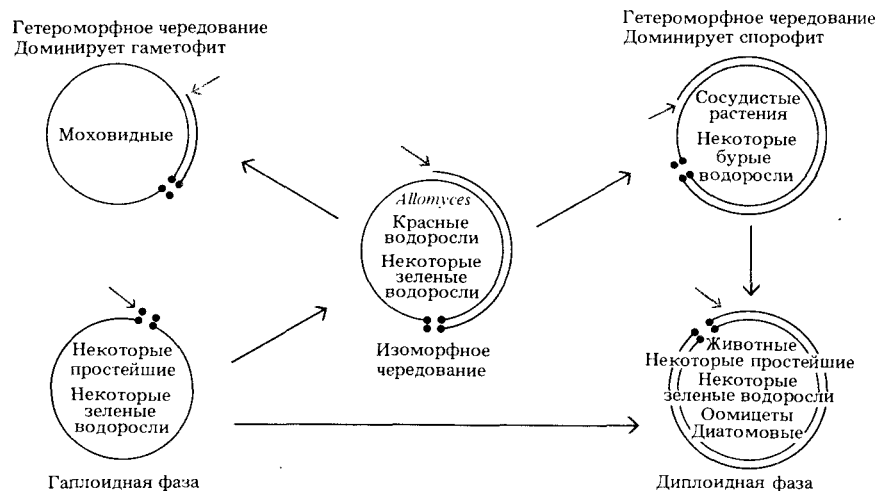
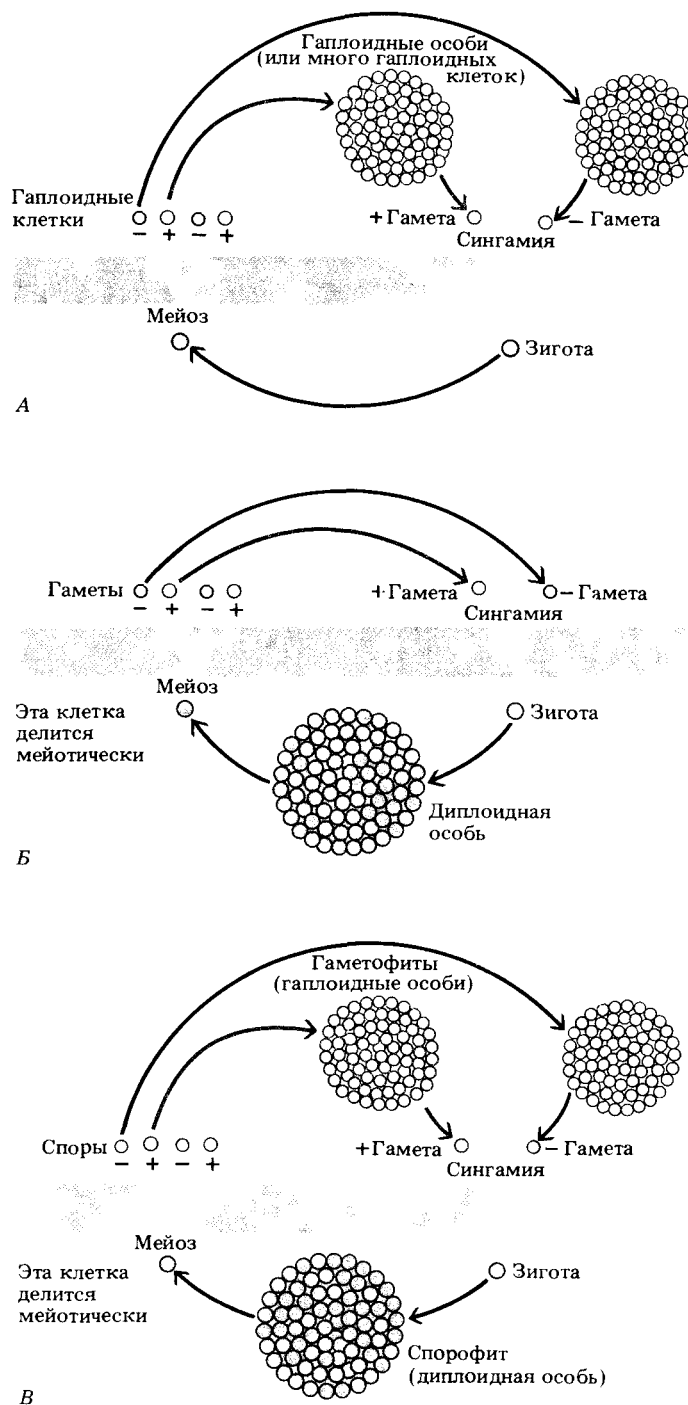


Рис. 10-11. Схемы основных типов жизненных циклов. Диплоидная фаза показана снизу, а гаплоидная сверху от широкой полосы. Четыре белые стрелки указывают на продукты мейоза; одиночная белая стрелка — на оплодотворенную яйцеклетку.

А. При зиготическом мейозе зигота делится мейотически, образуя четыре гаплоидные клетки, делящиеся затем митотически с образованием новых гаплоидных клеток или многоклеточной особи, которая в конечном итоге дает гаметы за счет дифференцировки. Этот тип жизненного цикла встречается у хламидомонады и ряда других водорослей.

Б. При гаметиическом мейозе диплоидная особь образует путем мейоза гаплоидные гаметы, которые сливаются, давая диплоидную зиготу. В результате деления последней возникает новый диплоидный организм. Этот тип жизненного цикла характерен для большинства животных, некоторых протистов (оомицетов), а также для бурой водоросли *Fucus*.

В. При спорическом мейозе спорофит, или диплоидная особь, в результате мейоза образует гаплоидные споры, не функционирующие как гаметы, а делящиеся митотически. При этом возникают многоклеточные гаплоидные организмы (гаметофиты), формирующие в конечном итоге гаметы, которые сливаются с образованием диплоидной зиготы. Та в свою очередь дает начало диплоидным особям. Этот тип жизненного цикла (чередование поколений) характерен для растений и многих водорослей. Сходный цикл наблюдается у хитридиомицета *Allotusces* и еще одного близкого к нему рода, а также у некоторых других групп протистов, не включенных в эту книгу



Такой процесс известен как *чередование поколений* (рис. 10-10 и 10-11, В). Образующее гаметы гаплоидное поколение у растений называется *гаметофитом*, а диплоидное спорообразующее — *спорофитом*. Эта терминология используется также в случае водорослей, а иногда и применительно к другим группам.

У ряда водорослей (большинство красных, многих зеленых и отдельных бурых) диплоидная и гаплоидная формы внешне одинаковы. Такие типы жизненных циклов называют *изоморфным* чередованием поколений (рис. 10-10).

Имеются и другие жизненные циклы, в которых диплоидные и гаплоидные формы не идентичны. В ходе эволюции

некоторых групп происходили мутации, которые проявлялись только в одном поколении, хотя соответствующие аллели были, очевидно, представлены и у диплоидных, и у гаплоидных особей. В жизненных циклах такого типа гаметофит и спорофит стали заметно отличаться друг от друга — возникло *гетероморфное* чередование поколений, характерное для растений и некоторых бурых водорослей (рис. 10-10).

У моховидных (мхов, печеночников, антоцеротовых) гаметофит доминирует; он независим в своем питании и обычно крупнее спорофита, который может быть структурно более сложным. У сосудистых растений, напротив, доминирует спорофит, который намного крупнее и сложнее

гаметофита, почти у всех групп зависимого в своем питании от спорофита.

Как уже упоминалось раньше, диплоидия позволяет накапливать больше наследственной информации и гораздо тоньше регулировать проявление генетического материала организма в ходе его развития. Возможно, в этом причина того, что спорофит у сосудистых растений — крупное, сложное, независимое в отношении питания поколение. Одна из наиболее четких эволюционных тенденций у этой группы, преобладающей в большинстве наземных местообитаний, — усиление доминирования спорофита и подавление гаметофита. У цветковых растений женский гаметофит — микроскопическое тельце всего из семи клеток, а мужской — только из трех клеток. Оба они полностью зависят от спорофита в смысле питания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологи разработали методы наименования и классификации живого, позволяющие очень точно обозначать организмы, что является важнейшим фактором научного обмена информацией. Классификация дает возможность показать взаимосвязи данной формы с другими живыми существами.

Организмы имеют научное, состоящее из двух слов (бинарное) название. Первое слово — название рода, а второе — видовой эпитет; вместе они дают полное название вида. Виды иногда подразделяются на подвиды или разновидности. Роды объединяются в семейства, семейства в порядки, порядки в классы, классы в отделы, отделы в царства. Царство — высшая единица классификации живого.

В этой книге живые организмы сгруппированы в пять царств, первое из которых объединяет прокариот, остальные — эукариот: (1) Monera (бактерии, или прокариоты); (2) Protista (простейшие, эукариотические водоросли, слизевики и водные плесени); (3) Animalia (многоклеточные нефотосинтезирующие организмы); (4) Fungi (грибы) и (5) Plantae — моховидные и сосудистые растения — фотосинтезирующие организмы, населяющие сушу и более сложно устроенные, чем водоросли.

Митохондрии, характерные для всех эукариот, вероятно, возникли из аэробных (нуждающихся в кислороде) прокариот, сходных с пурпурными несерными бактериями, а хлоропласты, по-видимому, произошли по крайней мере от трех различных групп фотосинтезирующих аэробных бактерий. Поэтому наличие хлоропластов у разных групп эукариот не означает прямых родственных связей между ними. Многоклеточность возникла неоднократно и независимо у разных групп протистов. Некоторые из многоклеточных эволюционных линий, включая красные, бурые и зеленые водоросли, отнесены в используемой нами системе классификации, признающей пять царств, к протистам, тогда как три основные многоклеточные линии — животные, растения и грибы — считаются самостоятельными царствами.

В эволюции организмов диплоидия появилась вслед за процессом полового размножения. У примитивных эукариот и всех грибов зигота, возникающая при сингамии, сразу же делится мейотически. От древних жизненных циклов такого

рода в нескольких эволюционных линиях независимо произошли более сложные, включающие диплоидные фазы с митотически делящейся зиготой. Если гаплоидные клетки, появляющиеся при мейозе, сразу же функционируют как гаметы, речь идет о жизненном цикле, типичном для животных и некоторых групп протистов. Если же они делятся митотически, как у водорослей, всех растений и двух родов хитридиомицетов, их считают спорами. Диплоидное поколение, дающее споры, называется спорофитом, а гаплоидное, развивающееся из спор в результате митозов, — гаметофитом. В конечном итоге за счет митоза оно дает начало гаметам. Если гаметофит и спорофит в жизненном цикле приблизительно одинаковы по размеру и сложности строения, то цикл называется изоморфным; если же они по этим признакам сильно различаются — гетероморфным.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Altschul, Siri von Reis: "Exploring the Herbarium", Scientific American, May 1977. pages 96—104.

О том, какие ценные сведения можно почерпнуть из гербарных этикеток об использовании малоизвестных растений как источника пищи, лекарств или других полезных продуктов.

Bold, Harold G., Alexopoulos C. S., Delevoryas T.: Morphology of plants and fungi, 4th ed., Harper & Row, Publishers, Inc., New York, 1980.

Хорошо иллюстрированная, содержательная книга о разнообразии растений, водорослей и грибов.

Corner E. J. H.: The life of plants, Mentor Books, New American Library, Inc., New York, 1968.

Известный ботаник поэтично описывает эволюцию растений, изменения их структур и функций при столкновении с особенностями новой среды во время расселения по суше.

Jones S. B., Luchsinger Arlene E.: Plant systematics, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Полный хороший курс практической систематики.

Margulis Lynn: Symbiosis in cell evolution, W. H. Freeman and Company, New York, 1981.

Увлекательное повествование о происхождении эукариотических клеток в результате установления нескольких симбиозов.

Margulis Lynn, Schwartz Karlene V.: Five kingdoms. An illustrated guide to the phyla of life on Earth, W. H. Freeman and Company, New York, 1982.

Прекрасное сжатое описание разнообразия жизни на Земле.

Parker, Sybil P. (Ed.): Synopsis and classification of living organisms, 2 vols., McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 1982.

Энциклопедический авторитетный обзор основных групп растений, животных и микроорганизмов.

Scagel, Robert F. et al. Nonvascular plants: an evolutionary approach, Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1982.

Исчерпывающий, тщательно иллюстрированный обзор разнообразия моховидных, грибов, бактерий и протистов, рассматриваемых в нашей книге.



Рис. 11-1. Это клетка обычной кишечной палочки (*Escherichia coli*); во время приготовления препарата из клетки вышли нити ДНК. Бактериальная хромосома состоит из одной гигантской молекулы ДНК, содержащей около 3 млрд. пар оснований. Небольшие кольцевые ДНК, видимые слева, — это плазмиды, содержащие 5000 пар оснований. (Черные пятна — это дыры в пленке, с которой была напечатана фотография; рассеянные белые точки — возможно, частички пыли или клетки.)

Бактерии относятся к прокариотам; это самые простые, мельчайшие и наиболее распространенные организмы (рис. 11-1). Они были единственной формой жизни на Земле по крайней мере в течение 2 млрд. лет. Бактерии настолько отличаются от других живых организмов, что их выделяют в особое царство — Монога. Они обладают разнообразными типами метаболизма, в том числе некоторые из них способны к фотосинтезу. Одну из групп фотосинтезирующих бактерий, так называемые сине-зеленые водоросли, или цианобактерии, раньше относили к «водорослям», однако в настоящее время их рассматривают как специфическую группу бактерий.

Бактериальные клетки не имеют ядра, покрытого ядерной оболочкой, и набора хромосом, характерного для эукариот. У бактерий отсутствует половой процесс размножения, хотя случайная рекомбинация генетического материала может иметь место. Бактерии в отличие от эукариот никогда не были многоклеточными организмами, тем не менее некоторые из них образуют нити или скопления из нескольких клеток. Подобные структуры образуются в результате неполного разделения клеточных оболочек после деления клеток; иногда группа клеток окружается общей слизистой капсулой, или оболочкой. Плазмодесмы между такими клетками встречаются чрезвычайно редко (только у нескольких видов цианобактерий).

Бактерии лишены покрытых мембраной органелл, но имеют другие структуры, выполняющие их функции. Плазматические мембраны бактерий часто образуют внутри клеток складки (рис. 11-2), которые увеличивают поверхность прикрепления ферментов и пространственно разделяют ферментативные реакции. У одних фотосинтезирующих бактерий пигменты локализованы на внутренних мембранах, у других они находятся в отдельных округлых тельцах, называемых хроматофорами. Клеточные оболочки большинства бактерий содержат муравовую кислоту, которая отсутствует у эукариот.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БАКТЕРИЙ

Диаметр большинства бактериальных клеток равен 1 мкм (иногда 0,1 мкм), в длину некоторые бактерии достигают 10

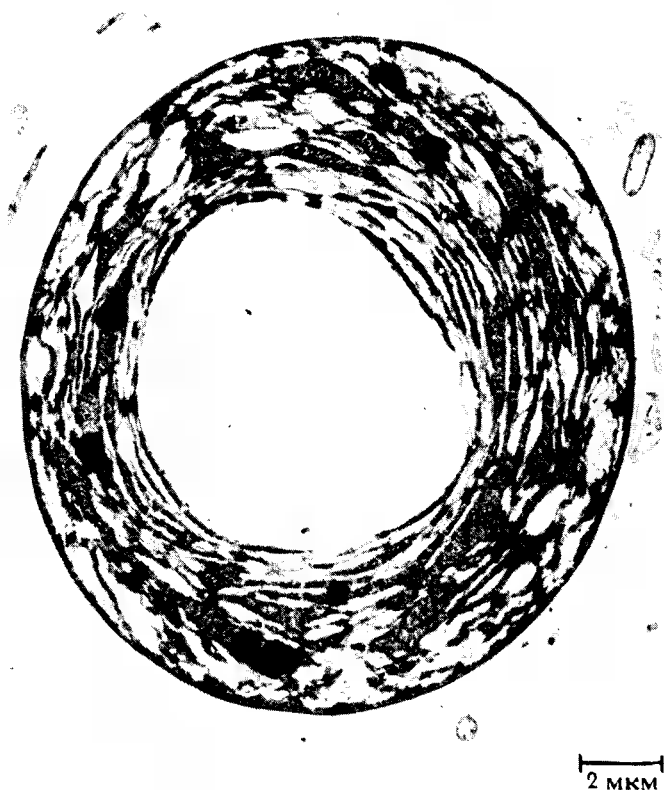


Рис. 11-2. Одиночная клетка бактерии *Prochloron*; хорошо видна обширная мембранная структура. *Prochloron* — фотосинтезирующая бактерия, содержащая хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды, — пигменты, обнаруженные у зеленых водорослей и высших растений

мкм (редко 30 мкм). Хотя каждая бактериальная клетка очень мала, тем не менее общая масса бактерий, обитающих на Земле, превышает массу всех других живых организмов вместе взятых. Сейчас известно около 2500 видов бактерий.

В древнейших осадочных породах Гренландии, имеющих возраст 3,9 млрд. лет, ископаемые бактерии не обнаружены. Они найдены в Западной Австралии (см. рис. 1-2) и в Южной Африке (возраст пород 3,5 млрд. лет). Органические тельца, напоминающие цианобактерии, обнаружены в южноафриканских породах возрастом около 3,2 млрд. лет. Химический анализ ископаемых отложений, а также отпечатки указывают на то, что фотосинтез возник около 3,3 млрд. лет назад. С другой стороны, первые эукариоты появились около 1,5 млрд. лет назад. Ископаемые бактерии были найдены при исследовании ультратонких срезов пород с помощью электронного микроскопа только в 50-х годах.

Местообитания бактерий чрезвычайно разнообразны; в силу специфики обмена веществ некоторые группы способны выжить там, где не может существовать ни один другой организм. Некоторые бактерии являются *облигатными анаэробами*, т. е. они живут только в отсутствие кислорода. Другие — *факультативные анаэробы* — могут существовать без кислорода, но лучше развиваются в его присутствии. При этом в процессе дыхания выделяется больше энергии, чем в процессе брожения (см. гл. 6).

Бактерии обнаружены в самых удивительных местах; они действительно распространены по всему земному шару.

Например, бактерия *Thermoanaerobacter ethanolicus*, найденная в горячих источниках Йеллоустонского национального парка (США), может выдержать температуру, превышающую 78°C. Известны бактерии, обитающие при высоком давлении около глубоководных вулканических кратеров при температуре выше 360°C. Бактерии, живущие там, можно культивировать в лаборатории только при высоком давлении; при этом некоторые формы активно растут и удваиваются в числе при температуре 250°C в течение 40 мин! (Столь высокая температура водной среды может поддерживаться длительное время только при высоком давлении, т. е. на дне океана.) Другие глубоководные бактерии, например обитающие в кишечнике морских животных, для роста и развития тоже нуждаются в высоком давлении.

Разнообразные бактерии обнаружены в Антарктиде, например в образцах пород и льда, взятых с глубины более 430 м. Эти бактерии имеют возраст не менее 10 000 лет (а возможно, миллион лет). От -7°C до -14°C они пребывают в состоянии покоя, но становятся активными при повышении температуры. Подобные примеры свидетельствуют о том, что некоторые бактерии способны чрезвычайно долго пребывать в состоянии, при котором приостановлены процессы жизнедеятельности.

Недавно ученые исследовали пределы выносливости бактерий, чтобы понять, может ли существовать жизнь на других планетах с различной атмосферой. Например, полагали, что в щелочной атмосфере Юпитера жизнь невозможна, однако некоторые бактерии из долины Ливермор в Калифорнии способны расти и размножаться в щелочной среде при pH=11,5. Другие бактерии могут выдерживать не только высокие концентрации щелочи, но и аммония, т. е. условия, напоминающие атмосферу Венеры. С этой точки зрения можно допустить существование бактерий на других планетах. Однако большинство бактерий не выживает в кислой среде, вот почему уксус, т. е. разбавленная уксусная кислота, хорошо защищает пищу от бактериального заражения.

Бактерии играют немаловажную роль в функционировании экосистем земного шара. Некоторые бактерии — автотрофы и поэтому вносят большой вклад в круговорот углерода; некоторые из них, выращиваемые экспериментально, могут быть коммерческими источниками белка. Способность бактерий к фиксации атмосферного азота имеет решающее экологическое значение. Гетеротрофные бактерии, подобно грибам, являются редуцентами. Благодаря им вещества, утилизированные когда-то живыми организмами, высвобождаются и становятся доступными для последующих поколений. В 1 г плодородной почвы сельскохозяйственных угодий может содержаться 2,5 млрд. бактерий, 400 000 грибов, 50 000 водорослей и 300 000 простейших. На всех этапах круговорота элементов в экосистемах земного шара бактерии играют существенную роль.

Бактерии в изобилии обитают в море; например, установлено, что 90% всей биомассы океана составляют организмы, имеющие размер менее 10 мкм, т. е. бактерии. В зависимости от географического расположения моря от 20 до 60% первичной продукции органического вещества проходит через свободноживущих гетеротрофных бактерий.

Бактерии могут разлагать различные органические вещества. Именно поэтому интенсивно исследуется их способность разлагать нежелательные синтетические вещества, такие, как пестициды, красители, а также нефть (причем не важно, поступили ли эти вещества в окружающую среду). Например, nylon, впервые выпущенный в 1939 г., разла-



Рис. 11-3. Бактериальный ожог, вызываемый *Erwinia amylovora* (см. рис. 11-10), — очень распространенное заболевание груш, яблонь и многих плодовых деревьев семейства розоцветных (*Rosa*-*ceae*). Вначале бактерия поражает ветки этих растений, а затем вызывает некроз ствола (показано больное грушевое дерево). Зараженные деревья довольно быстро погибают. Бактериальная природа данного заболевания была установлена в конце XIX в.

гается бактерией рода *Flavobacterium*, у которой за такой короткий срок, очевидно, возникли два новых фермента. Некоторые бактерии разлагают пестициды столь быстро, что ограничивают их воздействие на вредителей. Другие бак-

терии, по-видимому, могут быть использованы для извлечения нефти из различных пород.

Кроме экологической роли бактерий необходимо отметить, что многие из них являются возбудителями очень серьезных заболеваний человека и животных, включая туберкулез, холеру, сибирскую язву, гонорею, дифтерит, столбняк; они вызывают болезни растений, нанося экономический урон. Только в США известно более 200 видов бактерий, которые признаны патогенами растений. Например, бактериальный ожог (рис. 11-3) поразил тысячи грушевых деревьев, распространившись по всем США, начиная с восточного побережья, куда был завезен в 1880 г. К 30-м годам эта болезнь практически уничтожила все грушевые посадки. Сейчас выращивание груш в США ограничено несколькими районами.

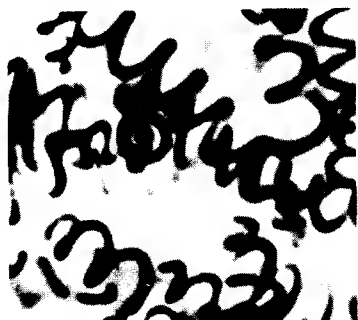
Бактерии используются как коммерческие источники разнообразных антибиотиков, таких, как тиротрицин, бацитрацин, субтилин и полимиксин В. Многие бактерии необходимы для получения лекарств и других химических соединений, например уксусной кислоты, аминокислот и ферментов (см. гл. 30). Кроме того, производство большинства сыров предполагает бактериальное сбраживание лактозы до молочной кислоты, которая осаждает белки молока. Те же самые бактерии используются и для получения простокваши; кроме того, молочная кислота играет защитную роль в процессе квашения капусты и огурцов.

На рис. 11-4 изображена *Spirulina* — цианобактерия, выращиваемая во многих странах для получения белковой добавки к пище человека и животных.

Такая группа бактерий, как актиномицеты, играет особенно важную роль в производстве антибиотиков, а именно: стрептомицина, ауреомицина, неомицина, тетрациклина. Из нескольких тысяч известных на сегодняшний день антибиотиков две трети продуцируются актиномицетами. Другие актиномицеты, живущие на корнях некоторых растений, фиксируют азот и тем самым играют важную экологическую роль.

Форма бактерий

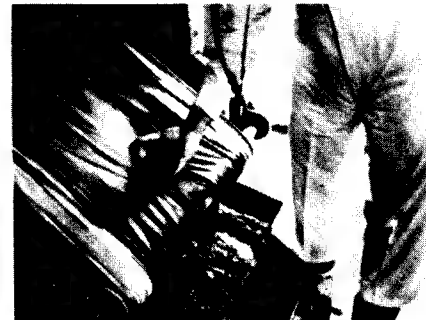
Бактерии отличаются разнообразием форм и клеточной организации (рис. 11-5). Прямые, палочковидные бактерии



А



Б



В

Рис. 11-4. А. Спиралеобразная нитчатая цианобактерия спирулина (*Spirulina*), широко культивируемая как источник белка. Б. Водоемы для культивации спирулины около озера Тескоко близ Мехико. В. Сбор влажной биомассы спи-

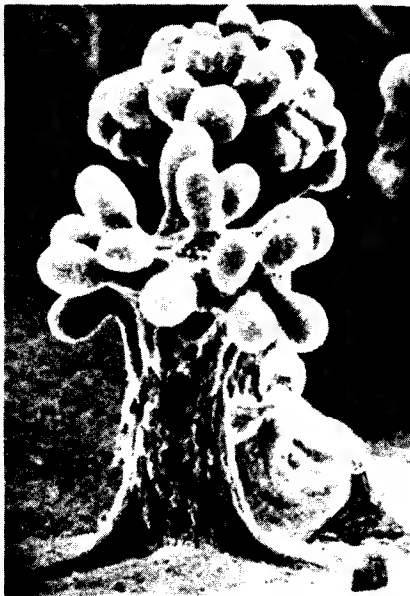
рулины. Впервые спирулину стали использовать в пищу испанские конкистадоры в Мехико около 1521 г.; паста из нее содержит больше белка, чем соя, причем этот белок сбалансирован по

содержанию аминокислот. Ежедневный выход белка в 10 раз выше, чем белка пшеницы или сои; продуктивностью спирулины и вызвано ее культивирование

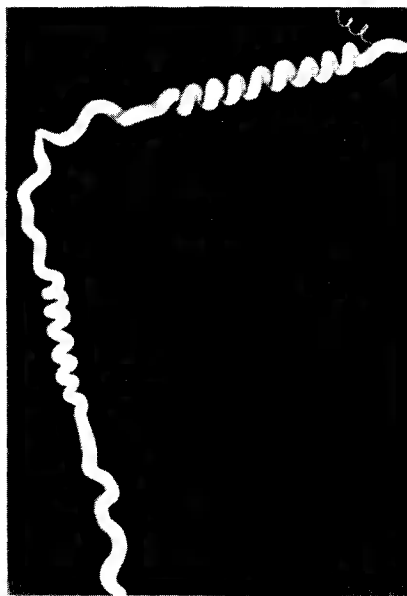
Рис. 11-5. Некоторые типы бактерий.
 А. Миксобактерии, или слизистые бактерии, организованы подобно слизевикам (гл. 14). Здесь представлена микрофотография (сканирующий электронный микроскоп) «плодовых тел» *Chondrotum socratus*; каждое состоит примерно из 1 млн. клеток. В норме миксобактерии имеют палочковидную форму, они способны передвигаться и образовывать плодовые тела. Б. Спирохеты — спиралевидные бактерии длиной около 500 мкм (для бактерий это внушительный размер). Они способны к волнообразному движению. *Treponema pallidum*, показанная здесь, — возбудитель сифилиса. В. Актиномицеты оби-

тают в почве и разлагают органический материал. Особым запахом плесени влажная почва обязана именно им. *Streptomyces fradiae*, представленный на фотографии, является коммерческим источником антибиотика неомицина. Г. Крупные скользящие бактерии имеют нитевидную форму; они способны к ритмическим сокращениям, которые приводят к скользящим движениям и периодическим изменениям формы клеток. В клетках *Beggiatoa*, показанной здесь, хорошо заметны гранулы серы, образовавшейся в результате окисления сероводорода (при этом запасается энергия)

Рис. 11-6. Три основные формы бактерий: А — бациллы (палочковидные); Б — кокки (сферические); В — спириллы (изогнутые). Морфология клетки — относительно постоянный признак большинства видов бактерий. К бациллам относятся, например *Clostridium tetani* — возбудитель столбняка, а также обыкновенная кишечная палочка — *Escherichia coli*. Многие бациллы вызывают болезни растений, например, бактериальный ожог груши и яблони (возбудитель — *Erwinia amylovora*), бактериальный wilt картофеля, томатов и бананов (возбудитель — *Pseudomonas solanacearum*). К коккам относятся *Diplococcus pneumoniae*, вызывающий бактериальную форму пневмонии; *Streptococcus lactis* — бактерия для квашения молока; *Nitrosococcus nitrosus*, почвенная бактерия, окисляющая аммиак до нитритов. Спириллы менее распространены; они имеют форму спирали



А



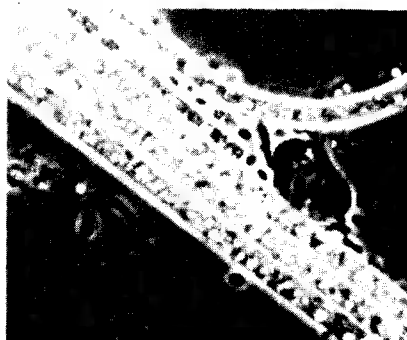
Б

2 мкм



В

200 мкм



Г

10 мкм



А

1 мкм



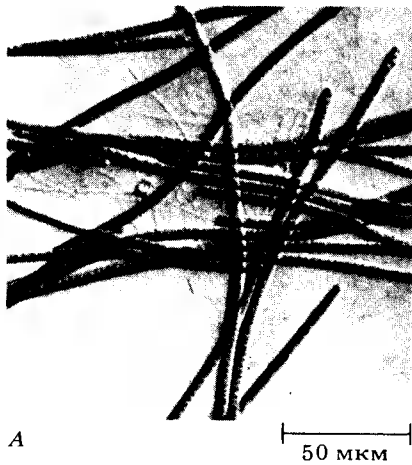
Б

5 мкм



В

20 мкм



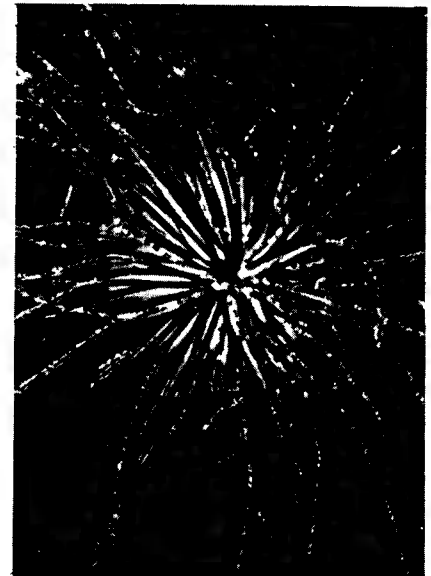
А

50 мкм



В

2 см



Г

50 мкм



Б

200 мкм

Рис. 11-7. Три распространенных рода цианобактерий и родственная форма. А. *Oscillatoria* размножается только участками нити. Б. *Calothrix* (*Gloeotrichia*), нитевидная форма с базальными гетероцистами. *Gloeotrichia* образует акинеты — крупные клетки с прочной внешней оболочкой. В. Желеобразные «шары» *Nostoc commune*; каждый шар

содержит сотни нитей, обитает обычно в пресной воде. Г. *Thiothrix* — род бактерий, не имеющих хлорофилла, но близких к цианобактериям. *Thiothrix* получает энергию, окисляя H_2S . Цепочки клеток, содержащих гранулы серы, прикреплены к субстрату (в центре) и образуют характерную розетку

называют *бациллами*, сферические — *кокками*, спиралевидные — *спириллами* (рис. 11-6). Сферические бактерии после деления могут образовывать пары (диплококки), цепочки (стрептококки) или собираться в грозди (стафилококки). Диплококки вызывают пневмонию, а заражение стафилококком приводит к сепсису и нагноениям.

Бациллы, как правило, — это одноклеточные формы; но иногда они образуют нити, поскольку делятся поперек. Нити напоминают грибные, поэтому к наименованию бацилл часто добавляют префикс *мико-* (от греч. «гриб»). Например, *Mycobacterium tuberculosis* — палочковидная бактерия — образует нити в культуре, но не в организме хозяина; другие актиномицеты имеют аналогичную морфологию (рис. 11-5, Г). Цианобактерии, разделившись, тоже способны образовывать нитевидные структуры (рис. 10-4, Б, В, 11-7).

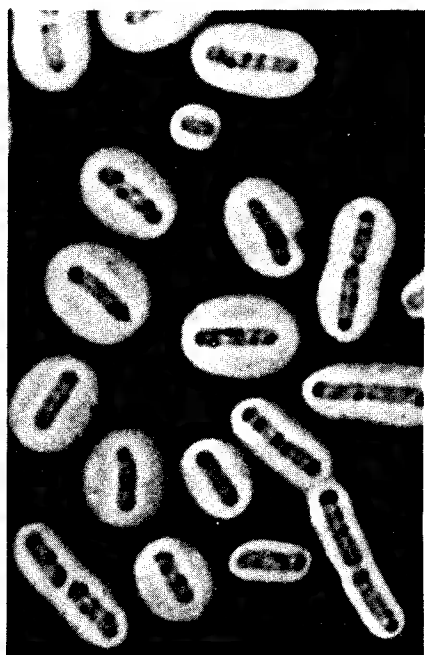
Клеточная оболочка

В начале 80-х годов прошлого века датский микробиолог Ганс Кристиан Грам, работая в берлинском морге, окрасил инфицированные ткани красителем, сходным с применяемым сейчас кристаллическим фиолетовым, и обнаружил в них бактерии, вызывающие пневмонию. Многие другие бактерии также становились пурпурными при окрашивании этим красителем, однако Грам был разочарован, что не все. Впоследствии открытие Грама во многом способствовало

пониманию структуры бактериальных клеточных оболочек, различающихся у разных групп бактерий. Сейчас используют следующую процедуру: клетки окрашивают кристаллическим фиолетовым, затем обрабатывают разбавленным раствором иода (который образует с красителем нерастворимый комплекс), далее промывают спиртом. Спирт удаляет краситель из оболочек грамотрицательных бактерий, грамположительные бактерии, наоборот, удерживают краситель.

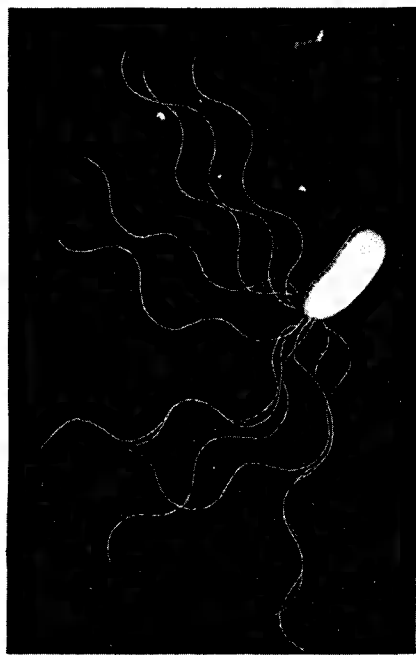
Позднее обнаружилось, что матрикс бактериальных оболочек состоит из дисахаридов, связанных короткими цепочками аминокислот (пептидами). Оболочка грамположительных бактерий, толщина которой колеблется от 15 до 80 нм в зависимости от вида бактерии, содержит только такие макромолекулы *пептидогликана*. В оболочках грамотрицательных бактерий слой пептидогликана окружают липополисахариды (полисахаридные цепи с прикрепленными к ним липидами). Оболочки грамотрицательных бактерий имеют толщину не более 10 нм.

Грамположительные и грамотрицательные бактерии различаются по реакции на антибиотики. Например, пенициллин блокирует образование пептидных мостиков в оболочке грамположительных бактерий, и потому клетка по мере роста разрушается. Действию пенициллина на оболочки грамотрицательных бактерий препятствует слой липополисахаридов. Широко используемый антибиотик актиномицин



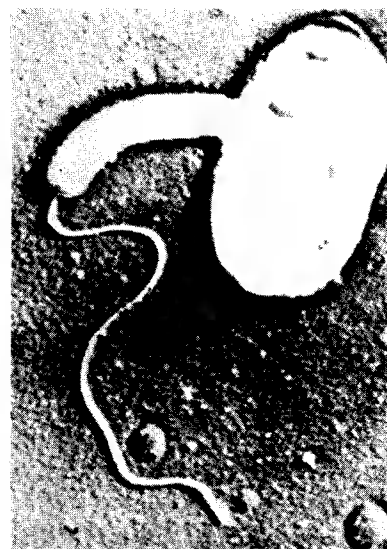
10 мкм

Рис. 11-8. Микрофотография отдельных клеток *Bacillus megaterium*, диспергированных в китайской туши. Видны капсулы (прозрачный ободок)



1 мкм

Рис. 11-9. Жгутики *Pseudomonas marginalis* — бактерии, широко распространенной в почве. Вызывает мягкую гниль корнеплодов и других овощей



1 мкм

Рис. 11-10. Бактерия *Bdellovibrio bacteriovorus* паразитирует на других бактериях. Часто встречается в почве, сточных водах; движется с помощью заднего жгутика. Показано, как паразитическая клетка атакует палочковидную *Erwinia amylovora* (справа на фотографии) — возбудителя бактериального ожога груш и яблонь

нарушает синтез белка, связываясь с двойной спиралью ДНК. Молекула актиномицина легко проходит через оболочку грамположительных, но не грамотрицательных бактерий. Таким образом, для последних следует использовать другие антибиотики, например эритромицин.

Бактериальные клетки обладают способностью к адгезии за счет особого слоя переплетенных полисахаридных нитей, называемого *гликокаликсом*. Хотя в лабораторных культурах бактерии не образуют гликокаликса, в природных условиях он играет ключевую роль на начальном этапе, а затем и в процессе распространения бактериальной инфекции. Именно с помощью гликокаликса бактерии прикрепляются к различным субстратам.

Благодаря ферментативным реакциям, протекающим в гликокаликсе, некоторые бактерии могут поселиться на неповрежденной поверхности зубной эмали или других, кажущихся устойчивыми субстратах.

Многие бактерии образуют желатинообразную *капсулу*, которая, вероятно, откладывается протопластом (рис. 11-8). Подобно оболочке, капсула состоит из полисахаридов, однако она непрочно связана с бактерией и может быть удалена отмыванием.

Цитоплазма

Цитоплазма бактерий, как и других клеток, окружена плазматической мембраной, на внутренней поверхности которой локализованы многочисленные ферменты. В цитоплазме обнаруживают большое количество рибосом и гранулярных включений, а также один или два участка, где концентрируется ДНК (как правило, два, поскольку деление клетки отстает от деления генетического материала). Каждый из

них содержит одну молекулу кольцевой двухцепочечной ДНК, длина которой в 700 или 1000 раз превышает длину самой клетки.

Жгутики и фимбрии

Некоторые бактерии имеют очень тонкие прочные спиральные жгутики, в несколько раз более длинные, чем сами клетки. Жгутики совершают быстрые вращательные движения и способствуют движению бактерий. Бактерии для своих размеров передвигаются очень быстро, за одну секунду они преодолевают расстояние, равное примерно 20 диаметрам самой бактериальной клетки. Вращательное движение нехарактерно для эукариот, и поэтому постоянное вращение бактериальных жгутиков представляет собой уникальное явление.

Жгутики бактерий напоминают (9+2)-жгутики эукариот только внешне. Они длинные (3—12 мкм), тонкие и волнообразно изогнутые. Диаметр жгутиков обычно равен 10—12 нм, поэтому их нельзя увидеть в световой микроскоп. У некоторых бактерий жгутики равномерно распределены по всей поверхности клетки, у других — прикреплены к одному или обоим концам (рис. 11-9, 11-10). Каждый бактериальный жгутик состоит из одной жесткой молекулы белка флагеллина, которая выходит из «муфты» в клеточной оболочке и связана со сложным вращающим механизмом. Механизм состоит из кольца, вращаемого за счет электрического потенциала, и лежащего внутри другого, большего по размеру неподвижного кольца.

Фимбрии (ворсинки) короче (до нескольких микрометров) и прямее, чем жгутики; их диаметр составляет около 7,5—10 нм (рис. 11-11). Фимбрии характерны главным обра-

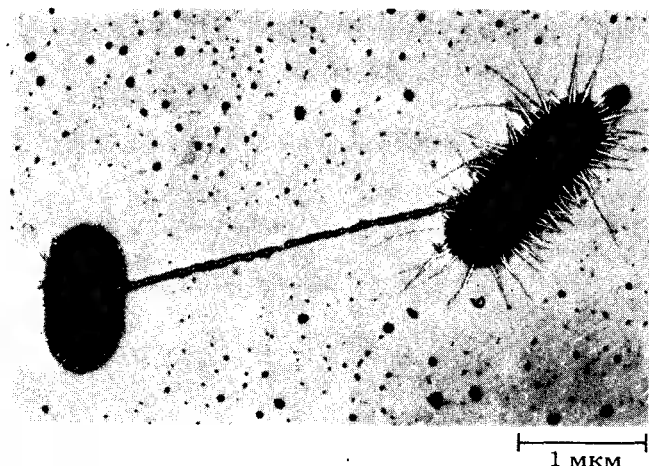


Рис. 11-11. Фимбрии *Escherichia coli*.
Полная фимбрия связывает две клетки;
у правой видны многочисленные фим-
брии

зом для грамотрицательных бактерий. Они состоят из белка, отличного от белка жгутиков, и имеют иную структуру. Полые ворсинки образуются на бактериальных клетках во время конъюгации, однако их точная функция пока неизвестна. Возможно, они переносят ДНК или способствуют соединению клеток. В большинстве случаев ворсинки помогают бактериям прикрепляться к определенным мембранам. Лучшее понимание роли фимбрий может помочь в борьбе с бактериальными болезнями.

Специфические особенности цианобактерий

Некоторые фотосинтезирующие бактерии, известные как цианобактерии, образуют нити длиной до одного метра и более и способны нарастить большую биомассу. Некоторые цианобактерии являются одноклеточными, другие соединены в цепочки, и очень немногие образуют округлые или неправильной формы колонии (рис. 10-4, Б, В; 11-7, 11-12, 11-13). Любая клетка, кроме гетероцисты, может разделиться; образующиеся при этом клетки способны дать начало новым колониям. Подобно другим нитчатым и колониальным формам бактерий, цианобактерии прикреплены друг к другу только оболочками или желатиновыми капсулами, поэтому каждая клетка действительно ведет независимую жизнь; однако у некоторых колониальных цианобактерий обнаружены плазмодесмы.

Цианобактерии, обитающие в поверхностном слое воды пресных и морских водоемов, образуют сообщества микроскопических организмов, называемых *планктоном*; как правило, эти микроорганизмы имеют прозрачные, неправильной формы структуры — газовые вакуоли. Эти вакуоли регулируют плавучесть организмов и позволяют им оставаться в толще воды. Когда цианобактерии теряют способность регулировать свою плотность, например при резких перепадах температуры или нарушениях кислородного обмена, они всплывают на поверхность и вызывают «цветение» воды. При этом некоторые цианобактерии выделяют химические вещества, токсичные для других организмов и приводящие к их массовой гибели.

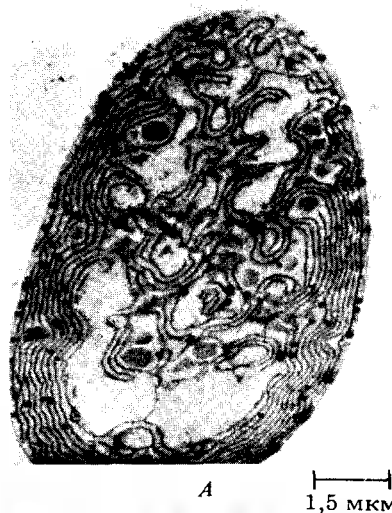


Рис. 11-12. А. Клетка цианобактерии *Anabaena azollae*. Электронная микрофотография демонстрирует внутреннее строение. Желатиновая капсула разрушилась в процессе приготовления препарата. Данный микроорганизм тесно связан с плавающим водным папоротником *Azolla* и фиксирует азот (см. рис. 10-8, А и гл. 26). Б. Китайский рабочий собирает *Azolla* из водоема, чтобы культивировать его на рисовых полях

Движение бактерий

Несмотря на простоту организации, бактерии могут реагировать на определенные раздражители, двигаясь в направлении увеличивающейся концентрации пищи или кислорода. Подвижные бактерии, такие, как *Escherichia coli*, способны перемещаться к химическим агентам или от них, вращая свои жгутики; каждая клетка *E. coli* имеет от шести до восьми жгутиков. Бактерии обладают специфической чувствительностью к различным питательным веществам, например сахарам. После того как клетки получают сигнал о «привлекающих» (аттрактантах) или «отталкивающих» (репеллентах) веществах, они могут выбрать нужное им направление движения.



Рис. 11-13. Деление *Anabaena*. Электронная микрофотография показывает цепочку клеток, удерживаемых вместе неразделившейся клеточной стенкой; слева показано деление отдельной клетки. Левая клетка цепочки — гетероциста. Тип деления, при котором клетки перешнуровываются, характерен для многих организмов, кроме растений и некоторых родов водорослей, у которых при делении образуется клеточная пластинка

Джулиус Адлер и его коллеги из Висконсинского университета определили, что *E. coli* имеет около 20 различных хеморецепторов белковой природы: из них 12 — на аттрактанты и 8 — на репелленты. Белки, ответственные за связывание сахаров, например галактозы, мальтозы, рибозы, расположены в периплазматическом пространстве между клеточной оболочкой и плазматической мембраной. Другие хеморецепторы (также белки) находятся на плазматической мембране. Информация, получаемая хеморецепторами, неизвестным способом передается жгутикам, и те приходят в движение.

Отдельные клетки *E. coli* двигаются быстро, совершая при этом криволинейные «пробежки», каждая из которых длится около секунды. Серия пробежек часто прерывается поворотами на месте, «кувырканиями», которые длятся одну десятую долю секунды. После каждого из них бактерия начинает следующую пробежку в другом направлении. Частота «кувырканий» контролирует длину пробега и, следовательно, общее направление движения. Если бактерия плывет в «верном» направлении, ее перевороты ингибированы, если — в «ошибочном», то частота «кувырканий» увеличивается.

Конечная цель подобных перемещений — миграция бактерий к источнику аттрактантов или от источника репеллентов. Аттрактанты вызывают вращение жгутиков против часовой стрелки, а репелленты — наоборот, по часовой стрелке. Таким образом, «пробежки» совершаются за счет вращения жгутиков против часовой стрелки, а «кувыркания» — за счет вращательного движения по часовой стрелке. При длительном движении жгутики работают вместе и собираются в пучок на заднем конце клетки, несмотря на то что расположены практически по всей поверхности. Когда жгутики вращаются по часовой стрелке, пучок распадается и клетка переворачивается. В этом случае жгутики вращаются независимо. Реакции таких бактерий на внешние воздействия очень сложны (если иметь в виду прокариотический уровень организации) и превосходят гораздо более сложные реакции эукариот.

Некоторые группы бактерий по-другому реагируют на

условия внешней среды. Например, некоторые бактерии, обитающие в воде, содержат кристаллы магнетита (Fe_3O_4). Они способны ориентироваться в магнитном поле земного шара и постоянно плывут в одном направлении. Те микроорганизмы, которые обнаружены в Северном полушарии, движутся на север, следуя линиям магнитного поля, которые направлены под углом к горизонту вглубь водоема. В Южном полушарии аналогичные бактерии плывут к югу. В обоих случаях бактерии углубляются в толщу воды; возможно, магнитотаксис способствует поиску пищи.

Совершенно иной способ движения обнаружен у нитчатых цианобактерий и у бактерий, лишенных жгутиков (см. рис. 11-5). Движение этих микроорганизмов представляет собой скольжение, но может включать и вращение вдоль продольной оси клетки. Короткие сегменты, отчлененные от колонии цианобактерий, могут скользить со скоростью порядка 10 мкм/с. Движению способствуют выделение слизи через поры клеточной оболочки и образование сократительных волн на ее внешней поверхности. Некоторые цианобактерии совершают конвульсивные движения.

Генетика бактерий

Клеточное деление

Основной способ размножения бактерий — бесполой; каждая клетка увеличивается в размерах и делится надвое. Во время деления плазматическая мембрана и клеточная оболочка впячиваются, в конце концов перешнуровывая клетку пополам (рис. 11-13). Вновь образованная клеточная оболочка толще прежней, она быстро расслаивается в центре, обеспечивая каждую дочернюю клетку новой клеточной оболочкой. Цепочки бактерий образуются в том случае, если клеточная оболочка разделилась не полностью; такие цепочки могут разрываться на многоклеточные фрагменты, например *гормогонии* у цианобактерий.

Полагают, что единственная кольцевая двухцепочечная молекула ДНК, несущая генетическую информацию, при-

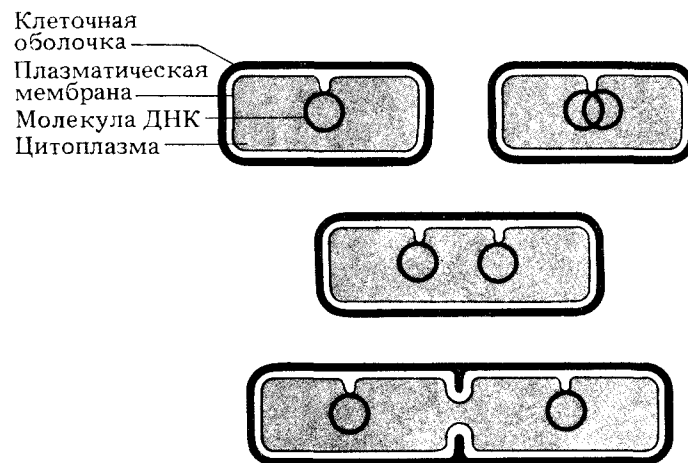


Рис. 11-14. Схематическое изображение, позволяющее понять способ прикрепления бактериальной ДНК к плазматической мембране, приводящий к распределению ДНК между дочерними клетками. На самом деле (см. рис. 11-1) ДНК намного длиннее

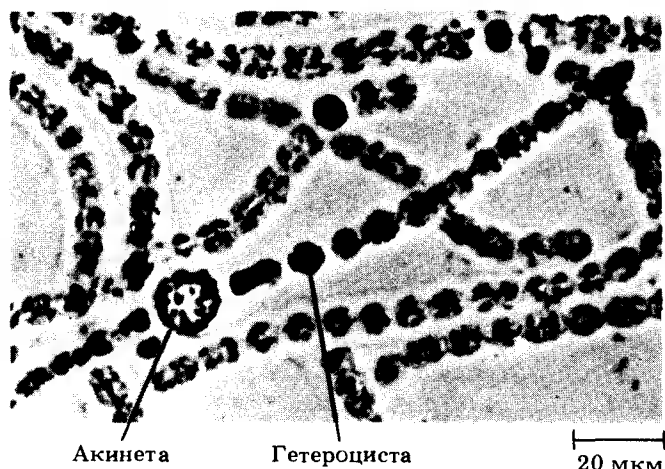


Рис. 11-15. Нити *Anabaena* — азотфиксирующей цианобактерии, — состоящие из бочкообразных клеток, окруженных студенистым матриксом. Фиксация азота происходит в особых клетках, называемых гетероцистами. Как и *Calothrix* (см. рис. 11-7, Б), *Anabaena* образует акинеты. Электронные микрофотографии представлены на рис. 11-12, 11-13

креплен в одной точке к внутренней поверхности плазматической мембраны. После того как ДНК удвоится, две идентичные кольцевые молекулы остаются соединенными бок о бок с плазматической мембраной. Новая плазматическая мембрана и клеточная оболочка образуются между двумя точками прикрепления ДНК по мере деления клетки; в итоге мембрана впячивается внутрь между двумя молекулами ДНК, а каждая дочерняя клетка обеспечивается идентичной молекулой ДНК (рис. 11-14).

Некоторые бактерии образуют толстостенные *эндоспоры*, которые устойчивы к нагреванию и обезвоживанию. Эндоспоры образуются путем деления протопласта бактериальной клетки на две или более частей. Вокруг обособив-

шегося участка протопласта, содержащего ДНК, образуется плотная споровая оболочка. Эндоспоры могут прорасти через десятки, даже сотни лет. Стойкие споры цианобактерий называют *акинетами*. Акинеты принципиально отличаются от эндоспор тем, что представляют собой увеличенные вегетативные клетки, вокруг которых сформировалась плотная оболочка (рис. 11-15). Актиномицеты образуют цепочки эндоспор на концах нитей.

Генетическая рекомбинация

Генетическая рекомбинация у бактерий происходит в результате переноса участка молекулы ДНК от одной бактериальной клетки к другой. Внесенный фрагмент ДНК может действовать совместно с ДНК клетки-реципиента и участвовать в образовании информационной РНК. В другом случае он встраивается в кольцевую молекулу ДНК и передается при делении дочерней клетке вместе с остальным генетическим материалом. Рекомбинация может происходить в результате конъюгации (обмена фрагментами ДНК при прямом контакте клеток), трансдукции (передачи ДНК от клетки-донора клетке-реципиенту с помощью вируса) или трансформации (передачи свободной растворимой ДНК без всякого межклеточного контакта и каких-либо переносчиков).

Почти все бактерии наряду с большими кольцевыми молекулами ДНК, называемыми бактериальными хромосомами, имеют небольшие кольцевые ДНК — *плазмиды* (см. рис. 11-1). Некоторые плазмиды встраиваются в хромосомы и удваиваются вместе с ними. У некоторых штаммов бактерий конъюгация и обмен плазмидами происходят довольно часто (см. рис. 11-11), что способствует передаче от одного штамма бактерий к другому таких признаков, как устойчивость к антибиотикам. Процесс рекомбинации широко используется в генной инженерии (см. гл. 30).

Генетический материал может передаваться от одного штамма к другому путем *трансдукции*. Бактериальные вирусы, называемые *бактериофагами* (см. рис. 12-1), могут захватывать небольшие участки бактериальных хромосом и переносить их в другую бактерию. ДНК вируса вместе с ДНК бактерии могут встроиться в хромосому нового штамма-хозяина.

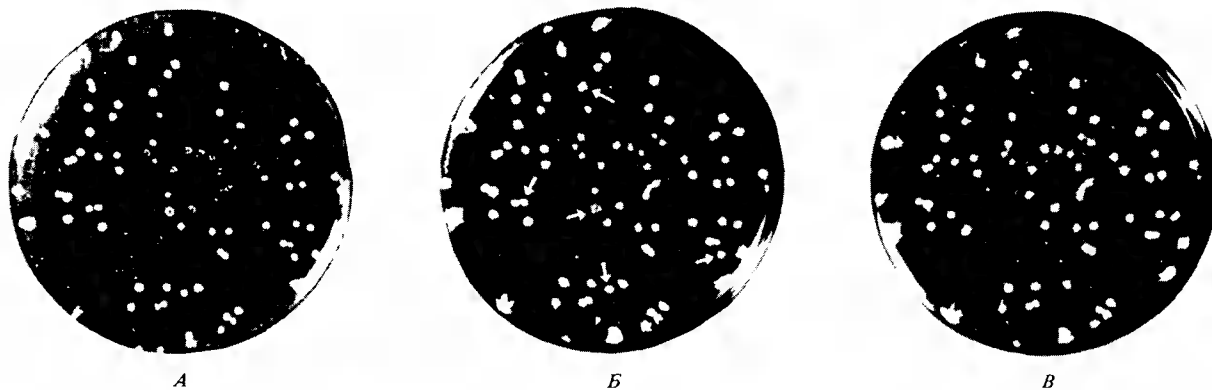


Рис. 11-16. Отбор мутантных бактерий методом реплик (отпечатков). А. Исходная чашка. Колонии переносились с чашки А на чашку Б и чашку В с помощью стерильного бархатного диска, который прижимали к агару; при этом часть клеток приставала к вор-

синкам бархата. Затем бархат прижимали к незагрязненному агару других чашек, и на них воспроизводилась вся картина колоний исходной части. В первых двух чашках виден рост колоний в полной среде, а в чашке В не хватает ряда фак-

торов роста. При этих условиях колонии, указанные стрелками на чашке Б, не растут на третьей чашке В; они являются мутантами, которые уже возникли, но еще не были идентифицированы в чашке А

В другом случае генетическая рекомбинация происходит в результате *трансформации*. Первые опыты по трансформации бактерий были проведены на *Diplococcus pneumoniae* — возбудителе пневмонии. Эти бактерии образуют два типа колоний: шероховатые (R) и гладкие (S). Бактерии, образующие S-колонии, имеют капсулы и вызывают пневмонию. В 1928 г. Фредерик Гриффит показал, что можно трансформировать безвредный штамм R в вирулентный штамм S, если смешать штамм R с убитыми высокой температурой бактериями штамма S (см. рис. 8-2). При разрушении бактериальных клеток с помощью химических веществ или нагреванием фрагменты ДНК высвобождаются и могут проникнуть в другие клетки. Таким образом, продемонстрировав существование генетически активного материала, участвующего в трансформации, Гриффит, по сути, первым доказал генетическую роль ДНК. Сейчас известно, что процесс трансформации происходит у многих бактерий.

Мутации — это еще более важный источник изменчивости бактерий, чем генетическая рекомбинация (рис. 11-16). Вычислено, что для определенного гена на 10^7 клеток приходится одна мутантная. Отдельная клетка *Escherichia coli* имеет приблизительно 5000 генов. Таким образом, в культуре этих бактерий на 2000 клеток имеется одна клетка, которая мутантна по любому гену; в культуре 0,05% клеток будут иметь мутантный фенотип при каждом клеточном делении. В культуре из 10^9 клеток (потомство 30 делений одной бактерии) частота мутаций составит $30 \times 0,05$, т. е. 1,5%. Бактерии размножаются очень быстро. При оптимальных условиях популяция клеток *E. coli* может удвоиться за 12,5 мин; таким образом, число мутантных клеток быстро растет. Большая скорость размножения бактерий и высокая частота мутаций обуславливают удивительную способность этих организмов к адаптации.

Метаболизм бактерий

Гетеротрофы

Большинство бактерий — гетеротрофы, они не способны синтезировать органические соединения из простых неорганических, а должны получать их в готовом виде. Самая большая группа гетеротрофных бактерий — это *сапробионты*. Они «питаются» мертвым органическим материалом. Сaproбионты бактерии и грибы ответственны за разложение и кругооборот органического вещества в почве; многие образующие при этом соединения имеют специфический запах.

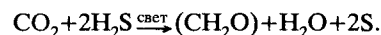
Фотосинтезирующие бактерии

Выделяют по крайней мере пять групп фотосинтезирующих бактерий: цианобактерии, зеленые серобактерии, пурпурные серобактерии, пурпурные несерные бактерии и *Prochloron*. Подобно растениям, фотосинтезирующие бактерии содержат хлорофилл. Цианобактерии и *Prochloron* имеют хлорофилл *a* аналогично всем фотосинтезирующим эукариотам. Хлорофиллы других фотосинтезирующих бактерий несколько отличаются от хлорофилла *a*, но структура их в принципе одинакова (см. рис. 7-8).

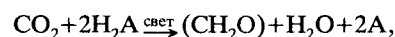
Окраска перечисленных групп бактерий обусловлена вспомогательными пигментами, необходимыми для фотосинтеза. У двух групп пурпурных бактерий это желтые и красные каротиноиды; у цианобактерий, кроме того, обнаружен синий пигмент фикоцианин и красный — фикокэри-

трин. Процессы фотосинтеза у цианобактерий и эукариот происходят сходным образом. В цитоплазме цианобактерий находятся многочисленные мембраны, часто расположенные параллельно друг другу, и большое количество рибосом. Эти мембраны являются фотосинтетическими тилакоидами, аналогичными тилакоидам хлоропластов. В клетках цианобактерий, однако, они не организованы в хлоропласты. Основным запасным углеводом цианобактерий, как и других бактерий, является гликоген.

У зеленых и пурпурных серобактерий соединения серы играют в процессе фотосинтеза ту же роль, что и вода у организмов, содержащих хлорофилл *a*, т. е.



Как обсуждалось в гл. 7, изучение процесса фотосинтеза у пурпурных серобактерий помогло К. Б. ван Ниллю составить общее уравнение этого процесса:



где H_2A — обобщенный донор водорода.

У пурпурных несерных бактерий донорами водорода для фотосинтетических реакций служат спирты, жирные кислоты и кетокислоты.

Фотосинтезирующие серные бактерии нуждаются в сероводороде или других соединениях серы, поэтому обитают в среде, содержащей большое количество разлагающего органического материала со специфическим запахом серы. Сера может накапливаться в бактериальных клетках про запас.

Halobacterium halobium — пурпурная несерная бактерия — очень своеобразный организм. Она обитает в концентрированном растворе соли на прогретых солнцем местах вблизи соленых водоемов. В плазматической мембране *Halobacterium* содержится включения пурпурного пигмента, напоминающего родопсин — зрительный пигмент человеческого глаза. Эти включения являются активными светозависимыми «насосами», выкачивающими протоны из бактериальной клетки. Аналогичный процесс происходит при окислительном фосфорилировании в митохондриях; из всех свободных форм бактерий пурпурные несерные бактерии наиболее близки к митохондриям, которые, возможно, и произошли от этой группы бактерий. Этот процесс, вероятно, приводит к образованию АТФ с использованием фермента АТФазы, находящегося в тех участках плазматической мембраны, где нет пигмента. Таким образом, *Halobacterium* — единственный существующий ныне организм, который не имеет хлорофилла, но способен при этом превращать солнечный свет в химическую энергию, т. е. осуществлять фотосинтез. *Halobacterium* двигается и обнаруживает фототаксис на фиолетовый свет, подтверждая тем самым идею о том, что его пигмент воспринимает свет с помощью того же механизма, что и родопсин.

Пятая группа фотосинтезирующих бактерий состоит из единственного рода *Prochloron*, который был открыт в начале 70-х годов Ральфом Льюином из Скриппсовского океанографического института. *Prochloron* содержит хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды, т. е. фотосинтетические пигменты зеленых водорослей и растений (рис. 11-2 и 11-17). Насколько известно, он обитает в симбиозе с асцидиями — колониальными морскими животными, населяющими прибрежные зоны тропических и субтропических морей. *Prochloron* имеет такой набор пигментов, что его можно было бы отнести к бактериям, от которых, по-видимому, произошли хлоропласты зеленых водорослей (см. гл. 15). С

Рис. 11-17. *Prochloron* — довольно необычная фотосинтезирующая бактерия, обитающая только в симбиозе с



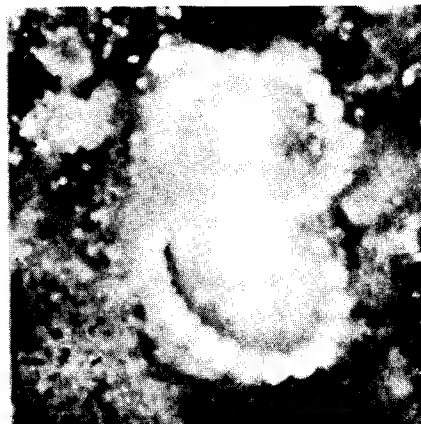
А

асцидиями. А. Стадия личинки у асцидии рода *Didemnum*. Показано, как происходит распространение бактерий



Б

Prochloron. Б. Взрослая особь *Didemnum*. В. Внутри вскрытой асцидии *Didemnum* видна плотная масса *Prochloron*



В

другой стороны, по набору нуклеотидов в рибосомальной РНК (рРНК) *Prochloron* больше напоминает цианобактерии, чем хлоропласты зеленых водорослей и растений. Возможная эволюционная роль *Prochloron* и его связи с другими организмами активно изучаются.

Хемоавтотрофные бактерии

Хемоавтотрофные бактерии получают энергию, необходимую для осуществления синтетических реакций, путем окисления неорганических веществ (азота, серы, соединений железа и газообразного водорода), которые обеспечивают их энергией подобно свету у фотосинтетических организмов. Однако источник углерода тот же — двуокись углерода. Бактерии, обитающие у глубоководных кратеров при температуре выше 360°C, тоже хемосинтетики. Они получают энергию, превращая сульфид водорода в серу, и, кроме того, обеспечивают энергией целое сообщество организмов, существующих в полной темноте океанических глубин.

Архебактерии

Одна группа хемоавтотрофных бактерий, которая привлекла в последние годы большое внимание, относится к метанобразующим бактериям. Эти бактерии — строгие анаэробы; они обитают в желудочно-кишечном тракте жвачных животных, в сточных водах, болотах и в глубине моря. Большинство запасов природного газа образовано в далеком прошлом благодаря метаболической деятельности метанобразующих бактерий. Некоторые из них образуют метан из двуокиси углерода и водорода, при этом получая энергию; другие способны восстанавливать элементарную серу с образованием сероводорода.

Метанобактерии отличаются большим морфологическим разнообразием. Однако недавно Карлом Уозом и его коллегами из Иллинойского университета было показано, что различные формы метанобактерий имеют гомологичные последовательные рРНК, что свидетельствует об их родстве. Удивительным оказался факт, что эти последовательности оснований резко отличаются от таковых в рРНК других бактерий и эукариот. По набору нуклеотидов рРНК цианобактерий, например, ближе к *Escherichia coli* и актиномицетам,

чем к метанобразующим бактериям. Клеточная оболочка метанобактерией в отличие от всех других не содержит муравьей кислоты; кроме того, они характеризуются иным типом метаболизма. В 1984 г. было опубликовано сообщение, что один род архебактерий — *Methanosarcina* — способен фиксировать атмосферный азот. Это довольно интерес-

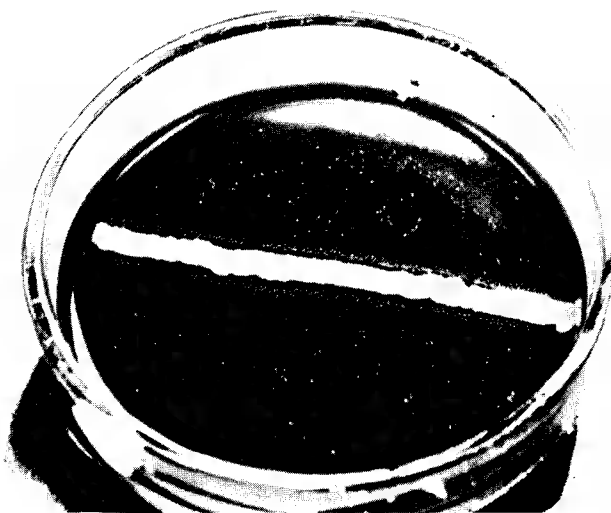


Рис. 11-18. Данная фотография иллюстрирует сложные взаимоотношения между почвенными микроорганизмами; показаны бактерии, растущие на агаре с пенициллином. В центре хорошо видна плотная колония *Staphylococcus epidermidis*. Данный штамм устойчив к пенициллину, поскольку образует фермент пенициллиназу и расщепляет антибиотик. По обе стороны колонии стафилококка можно видеть крошечные колонии *Neisseria gonorrhoeae*, возбудителя гонореи. Данный микроорганизм чувствителен к пенициллину, но может расти на том участке среды, где стафилококк разрушил антибиотик

ное открытие, поскольку представители различных родов, обладающие этим свойством, немногочисленны.

На основании изложенных фактов было высказано предположение, что метанобактерии появились на Земле около 3 млрд. лет назад, когда атмосфера была бескислородной, но обогащенной CO_2 и H_2 . Сейчас они обитают только в определенных специфических условиях. Отличия метанобактерий от других групп настолько велики, что высказано предложение отнести их к отдельному царству — архебактерии. Как уже обсуждалось, *Halobacterium* вместе с некоторыми другими бактериями, обитающими при высокой температуре и в кислой среде, по ряду признаков напоминает метанобактерии. По этой причине, может быть, все эти организмы стоит отнести к царству архебактерий.

Экология бактерий

Почвенные бактерии

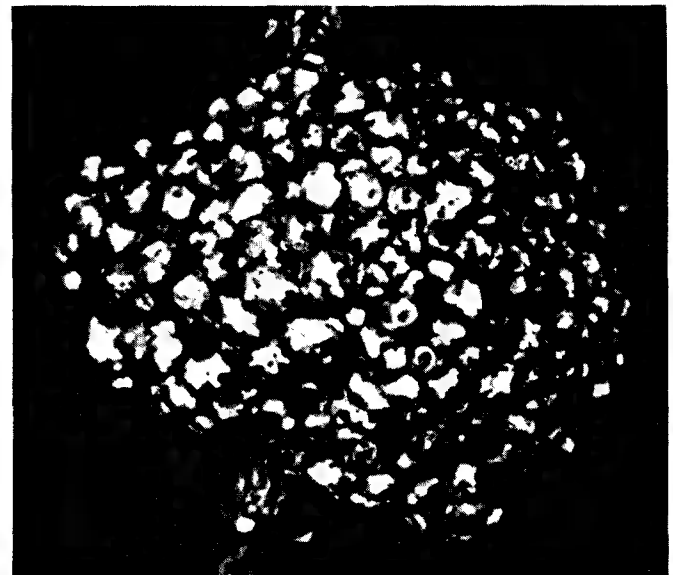
Различные группы микроорганизмов участвуют в отдельных этапах разложения и круговорота веществ, происходящих в

почве; эти естественные сообщества организованы довольно сложным путем (рис. 11-18). Например, штамм *Streptococcus*, неустойчивый к пенициллину, защищается пенициллиноустойчивым штаммом рода *Bacteroides*, который так эффективно разрушает пенициллин, что антибиотик не в состоянии подавить рост *Streptococcus*. Многие бактерии и грибы разлагают углеродсодержащие соединения и выделяют в атмосферу CO_2 . Наиболее важные органические вещества растительного происхождения — это целлюлоза, лигнин, пектины, крахмал и сахара. Установлено, что более 90% CO_2 образуется в биосфере в результате деятельности бактерий и грибов.

Некоторые микроорганизмы гидролизуют белки до пептидов, которые затем разлагаются до составляющих их аминокислот. Многие используют процесс аммонификации — разложения аминокислот с выделением ионов аммония (NH_4^+). Аммоний может окислиться до нитрита (NO_2^-) хемоавтотрофной бактерией *Nitrosomonas*, а нитрит до нитрата (NO_3^-) — бактерией *Nitrobacter*. Окисление аммония в нитриты и нитраты называют *нитрификацией*. Этот процесс

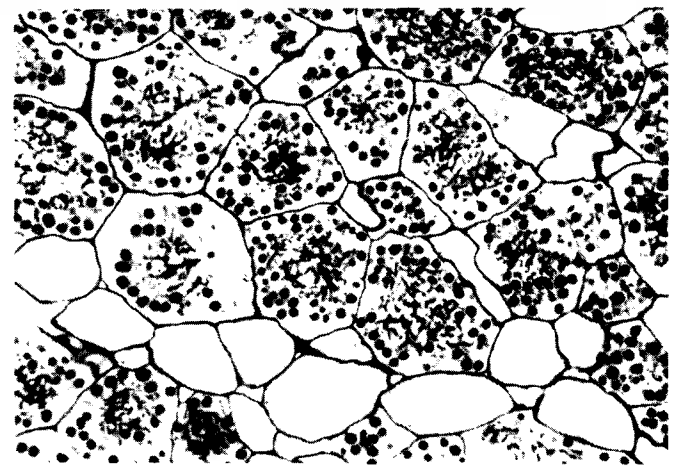


А



Б

2 мкм



В

15 мкм

Рис. 11-19. Ольха вступает в симбиоз с азотфиксирующими актиномицетами рода *Frankia*. Эти взаимоотношения хорошо изучены на примере красной ольхи в Гарвардском лесничестве в Массачусетсе Джоном Торри и его коллегами. А. Сеянцы ольхи выращивались на различных почвенных смесях после инокуляции *Frankia*. Сеянцы, показанные слева, не получили инокулят *Frankia*. Сеянцы справа выросли с *Frankia*, образовав множество клубеньков. Б. Клубеньки на корне ольхи. В. Микрофотография участка корня сеянца ольхи, прокрашенного толлуидиновым синим, где видны клетки коры, содержащие *Frankia*. Гифы лежат в центре инфицированных клеток, а на периферии видны расширенные концы гиф, называемые везикулами. Полагают, что в везикулах локализован фермент нитрогеназа, фиксирующий N_2 .

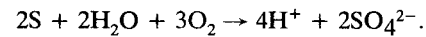


Рис. 11-20. Круговорот серы. Благодаря деятельности бактерий и грибов многие элементы, например углерод, азот, сера и другие, не остаются в составе молекул, в которые они включились в ходе реакций. Почвенные гетеротрофы разлагают органические вещества; продукты распада затем могут включиться в другие биологические циклы. Без круговорота органических соединений все организмы вскоре переполнились бы продуктами своего обмена веществ. Выделение в атмосферу громадных количеств серы при сжигании ископаемого топлива нарушает круговорот серы в природе

идет с выделением энергии, которая используется хемоавтотрофами для восстановления двуокиси углерода до углеводов. Некоторые бактерии способны превращать нитраты в нитриты и в конечном счете в аммоний.

Денитрификация — превращение нитратов в газообразный азот или оксид азота — приводит к уменьшению количества азота в почве. Процесс, обратный денитрификации, называют *фиксацией азота*; он чрезвычайно важен с биологической точки зрения. Из всех живых организмов только бактерии нескольких родов способны к фиксации атмосферного азота. Наиболее известная из них — это симбиотическая бактерия *Rhizobium* (гл. 26), которая образует клубеньки на корнях бобовых и некоторых других растений. Актиномицеты участвуют в образовании клубеньков у многих древесных пород, например ольхи (*Alnus*), восковницы (*Myrica*) и цеанотуса (*Ceanothus*). Актиномицеты, фиксирующие азот, способствуют его накоплению в почве (рис. 11-19). Кроме того, определенные азотфиксирующие бактерии связаны с листьями, где они используют богатый углеводами экссудат растений, снабжая их в свою очередь азотом в доступной форме. И свободноживущие формы, включая некоторые цианобактерии, играют важную роль в фиксации азота.

Хемоавтотрофные бактерии, такие, как *Thiobacillus*, окисляют серу до сульфатов и тем самым делают ее доступной для растений, которые сами не могут усваивать элементарную серу:



Сульфаты накапливаются растениями, и содержащаяся в них сера включается в белки. При распаде белков (обсуждение этого вопроса см. в гл. 26) высвобождаются аминокислоты, в том числе и серосодержащие (рис. 11-20). Некоторые бактерии способны разлагать серосодержащие аминокислоты с выделением сероводорода (H_2S). Сульфаты могут восстанавливаться до H_2S некоторыми почвенными микроорганизмами, например *Desulfovibrio*.

Паразитические и симбиотические бактерии

Некоторые гетеротрофные бактерии разлагают органику только при внедрении в живые организмы. К этой группе принадлежат болезнетворные формы, а также непатогенные микроорганизмы. Последние могут оказывать незначительное влияние на жизнедеятельность организма-хозяина или способствовать его процветанию. В частности, если устранить все бактерии, обитающие в желудочно-кишечном тракте человека, как это бывает, например, при длительном лечении антибиотиками, то организм становится более восприимчивым к патогенным бактериям и грибкам. У крупного рогатого скота и других жвачных бактерии гидролизуют целлюлозу до сахарозы, необходимой организму-хозяину; в противном случае эти животные не могли бы использовать в пищу траву и листву, богатые целлюлозой. Другой принципиально важный пример — это взаимовыгодный симбиоз бактерий рода *Rhizobium* и бобовых (см. гл. 26).

В целом микробы и другие паразиты, вмешиваясь в нормальное течение физиологических процессов заражаемых организмов, вызывают серьезные заболевания. Если смерть наступает слишком быстро, то для данного паразита эта ситуация неблагоприятна; поскольку он не успевает найти другой объект, перезаражения не происходит и паразит погибает сам.

Болезни человека

Некоторые болезни человека передаются воздушно-капельным путем. Среди наиболее известных заболеваний такого рода — бактериальная пневмония (возбудитель *Diplococcus pneumoniae*); коклюш (возбудитель *Bordetella pertussis*) и дифтерия (возбудитель *Corynebacterium diphtheriae*). Последний микроорганизм выделяет сильно действующий токсин, который быстро разносится по всему организму, повреждая сердечную мышцу, нервные ткани и почки. В настоящее время дифтерия встречается довольно редко, поскольку большинство детей вакцинируют против него. Целый ряд других заболеваний, передающихся воздушным путем, вызывается бактериями рода *Streptococcus*, например скарлатина, ревматизм и др. Возбудитель туберкулеза *Mycobacterium tuberculosis* еще остается причиной смерти многих людей, несмотря на усовершенствование методов диагностики и лечения. Однако число зарегистрированных смертельных случаев в США в середине 80-х гг. уменьшилось по сравнению с 70-ми с 30 до 20 тыс. в год.

Целый ряд других болезней бактериального происхождения передается через пищу и воду. Примерами могут служить брюшной тиф, паратиф (возбудители из рода *Salmonella*) и

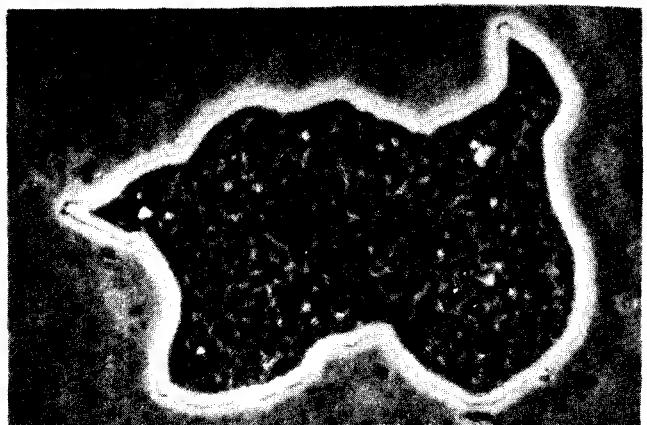


Рис. 11-21. Колония бактерии *Clostridium botulinum*. Вызываемое ею пищевое отравление — ботулизм — наступает при использовании в пищу недоброкачественных консервов. Споры *Clostridium botulinum* обладают высокой устойчивостью к нагреванию и сохраняют жизнеспособность в пище, которая не была тщательно обработана. *Clostridium botulinum*, растущий только в отсутствие кислорода, выделяет сильный яд, который накапливается в консервах. Яд разрушается при кипячении в течение 15 мин. Это самый сильный яд из всех известных токсических веществ: 1 г достаточно, чтобы отравить 14 млн. человек. Пищевой ботулизм редко встречается в США; в 1980—1983 гг. зарегистрировано 114 случаев

дизентерия, вызываемая *Shigella dysenteriae*. Бруцеллез, называемый бактерией из рода *Brucella*, опасен как для животных, так и для человека, который заражается через молоко от инфицированной коровы. Пастеризация молока разрушает *Brucella*, и болезнь стала редкой в тех районах земного шара, где регулярно обрабатывают молоко. Широко распространенная «диарея путешественников» вызывается определенным штаммом *Escherichia coli*, обитающим в толстой кишке.

В 1976 г. была впервые обнаружена «болезнь легионеров», которая передается через питьевую воду. От этой таинственной болезни легких погибли 34 члена Американского легиона на конференции в Филадельфии. Сейчас известно, что данная болезнь вызывается небольшой жгутиковой палочковидной бактерией, которая относится к роду *Legionella*. Эти бактерии из теплой воды попадают в организм человека и быстро размножаются в моноцитах, белых клетках крови, играющих немаловажную роль в иммунитете. Сейчас установлено, что «болезнь легионеров» охватила в США около 50 тыс. человек, причем 15—20% — с летальным исходом. Виды *Legionella* относятся к грамотрицательным бактериям, болезнь поддается лечению эритромицином.

Бактерии вызывают гниение продуктов питания и других органических материалов, и некоторые из них чрезвычайно опасны для человека. Употребление пищи, зараженной *Clostridium botulinum*, может привести к смертельному исходу. Эндоспоры этого микроорганизма выживают при кратковременном кипячении и могут прорасти даже в герметичных

консервных банках (рис. 11-21). *Staphylococcus*, отравляющий пищу, довольно распространен, но, к счастью, он менее патогенен. Однако в последние годы появился целый ряд вирулентных штаммов *Staphylococcus*, которые вызывают опасные инфекции. Многие из этих штаммов устойчивы к пенициллину, некоторые образуют фермент пенициллиназу, разрушающую антибиотик. *Staphylococcus* часто контактируют с продуцирующими пенициллин грибами или растут вместе с ними, т. е. устойчивость к пенициллину обеспечивает им естественное преимущество (см. рис. 11-18).

Болезни растений

Многие болезни растений, приносящие большой экономический урон и по существу приводящие к потерям $\frac{1}{8}$ части урожая всех культурных растений земного шара, вызываются бактериями. Почти все растения подвержены бактериальному заражению (рис. 11-3, 11-22).

Большинство патогенов растений относится к бациллам (палочковидным формам), многие из них паразитируют в растении-хозяине. Симптомы заболеваний, вызванных патогенными бактериями, чрезвычайно разнообразны, в большинстве случаев это пятна на стеблях, листьях, цветках и плодах (рис. 11-23). Почти всегда они свидетельствуют о бактериальном заражении и чаще всего — близкородственными организмами *Pseudomonas* и *Xanthomonas*.

Многие наносящие экономический ущерб заболевания растений, такие, как ожог, мягкая гниль и вилт (увядание), тоже вызываются бактериями. Ожог характеризуется быстро развивающимися некрозами (мертвые бесцветные пятна) стеблей, листьев и цветков. Бактериальный ожог яблонь и груш может привести к гибели молодых деревьев в течение одного сезона. Эта болезнь вызывается бациллами *Erwinia amylovora*. Бактериальная мягкая гниль обычно поражает мясистые запасные части овощей, такие, как клубни (картофель), луковицы, а также сочные плоды —



Рис. 11-22. Популяция кактуса карнегия гигантская (*Carnegiea gigantea*), растущего на высоте 1000 м на южных склонах гор Санта-Каталина близ Тусона в Аризоне, была поражена бактерией *Erwinia carnegieana* после того, как кактусы были ослаблены заморозками в январе 1962 г.

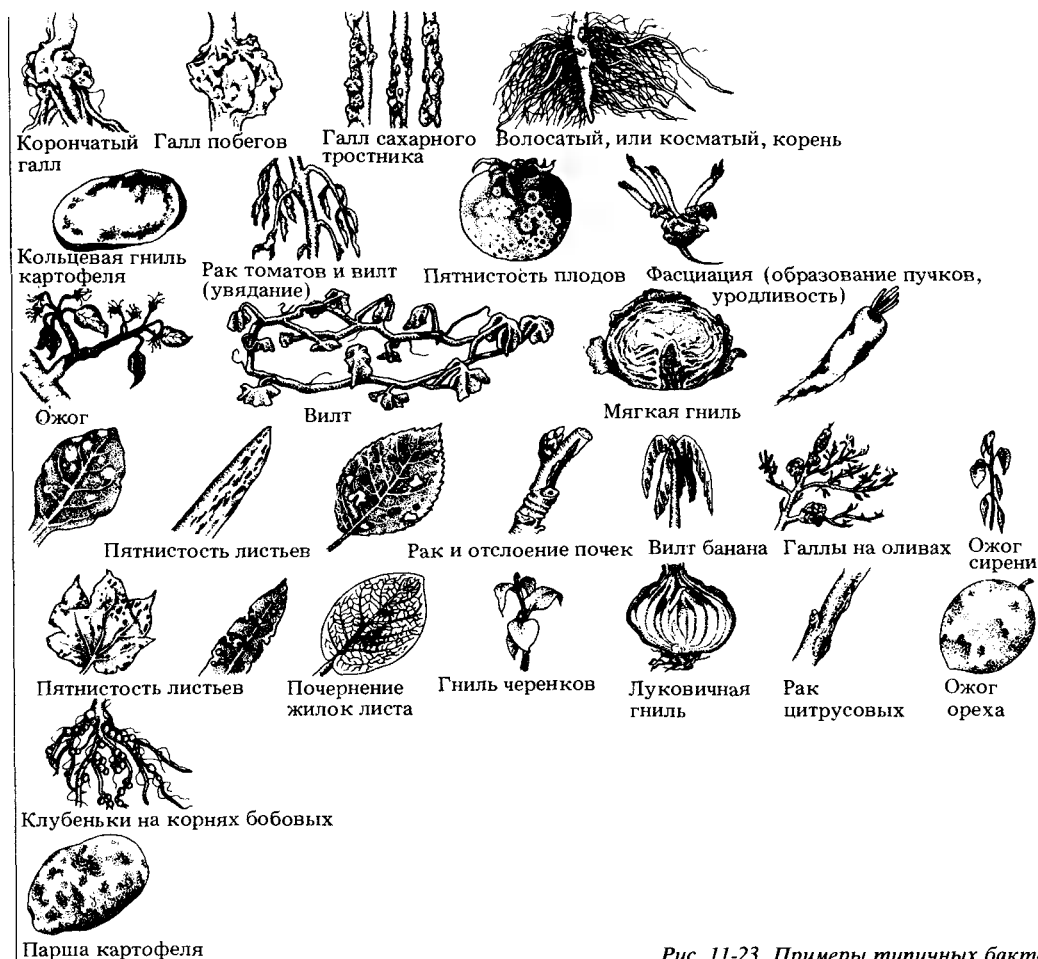
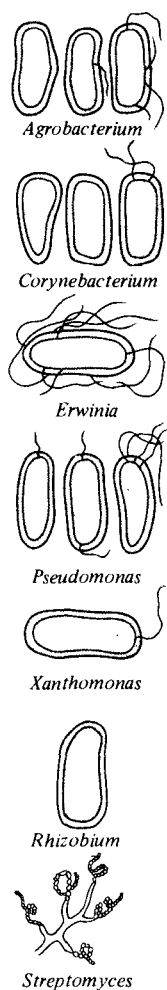


Рис. 11-23. Примеры типичных бактериальных патогенов растений и различные заболевания, которые они вызывают

томаты, баклажаны и др. Наиболее разрушительный эффект оказывает мягкая гниль, вызываемая бактериями рода *Erwinia*.

Бактериальные вилты проводящих тканей поражают только травянистые растения. При этом микроорганизмы внедряются в сосуды ксилемы и размножаются в них, распространяясь с током воды и питательных элементов по всему растению и приводя его к гибели. Вначале бактерии разрушают участки клеточных оболочек сосудов и даже могут разорвать сосуд. Затем они проникают в прилегающие к сосудам клетки паренхимы, где продолжают размножаться. Иногда в тканях растения бактерии образуют полости, заполненные клеточными остатками, смолистыми выделениями и собственно бактериальными клетками. Эти полости через трещины сообщаются с поверхностью стеблей и листьев. Однако, как правило, бактерии не выходят на поверхность до тех пор, пока растение не погибнет. Наиболее распространенными примерами такого рода заболеваний являются: бактериальное увядание люцерны и бобов (каждое вызывается своим видом *Corynebacterium*), бактериальное увядание тыквенных, таких, как тыква и арбуз (вызываемое *Erwinia tracheiphila*), и черная гниль крестоцветных, например капусты, вызываемая *Xanthomonas campestris*).

Представители рода *Agrobacterium* вызывают у растений образование корончатых галлов. Они имеют большое значение в генной инженерии и будут обсуждаться в гл. 30.

Микоплазмы

Микоплазмы — это группа мельчайших бактерий (около 0,1 мкм в диаметре). Плазматическая мембрана окружает ДНК, РНК, рибосомы, растворимые белки, углеводы и липиды. Микоплазмы лишены ядра, органелл и клеточной оболочки. Микоплазмы, вероятно, содержат немногим более 650 генов, что в 5 раз меньше, чем в среднем у бактерий.

Выделенные в особую группу, микоплазмы разделены на 6 родов, причем 50 или 60 описанных видов относятся к роду *Mycoplasma*. Изучая нуклеотидные последовательности рРНК, К. Р. Уоз и его коллеги определили, что все роды микоплазм, кроме одного, близки друг другу и, возможно, произошли от одной линии бактерий, включающей *Bacillus* и *Lactobacillus*. В то же время род *Thermoplasma*, очевидно, приобрел особенности микоплазм независимо. Все микоплазмы, вероятно, можно считать бактериями, упростившими свою структуру в процессе эволюции.

Помимо микоплазм, обнаруженных в животных тканях, найдены микоплазмоподобные организмы (MLO, от англ. mycoplasma-like organisms) у 200 видов растений, вызывающие около 50 заболеваний, как правило, характеризующихся пожелтением и низкорослостью. Многочисленные попытки культивировать MLO, выделенные из растений, были безуспешными.

Некоторые спироплазмы — длинные (~ 10 мкм) тонкие

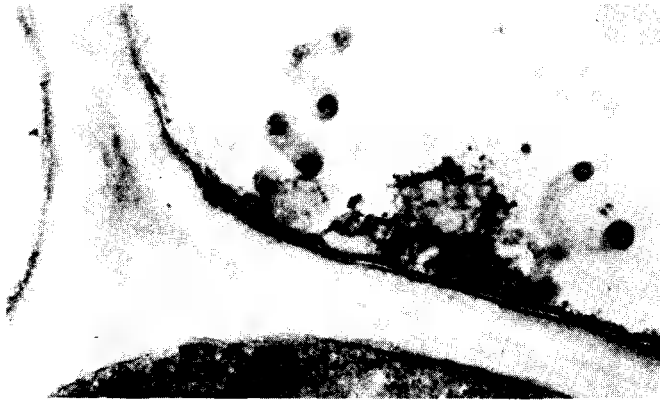


Рис. 11-24. Спироплазмы, выделенные из низкорослого растения кукурузы (*Zea mays*)

(диаметр 0,2 мкм) спиралевидные микоплазмы — подвижны в жидкой среде и культивируются *in vitro* в искусственных средах. К ним относится *Spiroplasma citri*, вызывающая мелколистность цитрусовых, и другие патогены. В культуре спироплазмы совершают интенсивные вихревые и волнистые движения. Доказательства патогенности спироплазм, выделенных из больных тканей, получены в отношении небольшого числа видов.

MLO обычно проникают в ситовидные трубки флоэмы. Полагают, что микроорганизмы переносятся с раствором сахаров из одной ситовидной трубки в другую через поры и далее транспортируются по флоэме. Некоторые спироплазмы, однако, способны активно передвигаться по тканям растений.

Цианобактерии

Цианобактерии («сине-зеленые водоросли») заслуживают специального обсуждения благодаря их многообразной эко-

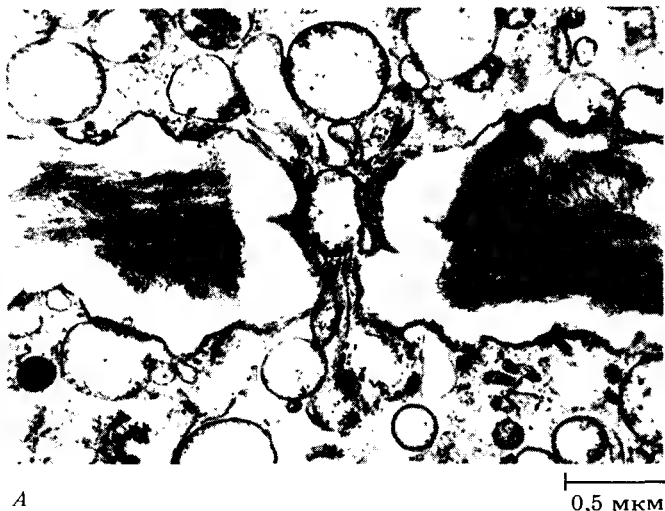
логической роли. Кроме того, цианобактерии часто рассматриваются как растения, а не как одна из групп бактерий. Хотя ранее к цианобактериям относили около 7500 видов, экспериментальные исследования дают основание считать, что только немногим более 200 различных несимбиотических видов действительно относятся к цианобактериям. Эти виды обладают большим разнообразием признаков в зависимости от среды обитания. Например, *Microcoleus vaginatus* живет во влажной почве, в пресной и соленой воде в различных районах земного шара — от северной Гренландии до Антарктики, от Долины Смерти до горы Пайкс-Пик. При изменении условий окружающей среды бактериальные клетки, составляющие даже одну колонию *Microcoleus*, могут иметь чрезвычайно разнообразную морфологию.

Подобно другим бактериям, цианобактерии могут обитать в крайне неблагоприятных условиях — от горячих источников до замерзших озер Антарктики, где образуют слой толщиной 2—4 см, лежащий в воде ниже уровня постоянного льда на 5 м. Зеленая окраска некоторых белых медведей в зоопарках обусловлена колониями цианобактерий, которые развиваются в полостях волос, образующих меховой покров.

Цианобактерии оказались первыми поселенцами на новом острове Суртсэй вблизи Исландии, образовавшемся в результате извержения вулкана. С другой стороны, они отсутствуют в кислых водах, где, напротив, эукариотические водоросли довольно многочисленны.

Слоистые меловые отложения, называемые строматолитами (рис. 11-26), имеют огромный геологический возраст — 2,7 млрд. лет — и возникли при захвате кальция цианобактериями. В настоящее время строматолиты образуются только в жарком сухом климате, в местах, где имеются мелкие водоемы. Обилие строматолитов в ископаемых остатках свидетельствует о существовании аналогичных климатических условий в отдаленные геологические эпохи, когда цианобактерии играли решающую роль в повышении уровня свободного кислорода в атмосфере ранней Земли.

Многие цианобактерии имеют слизистую капсулу, или

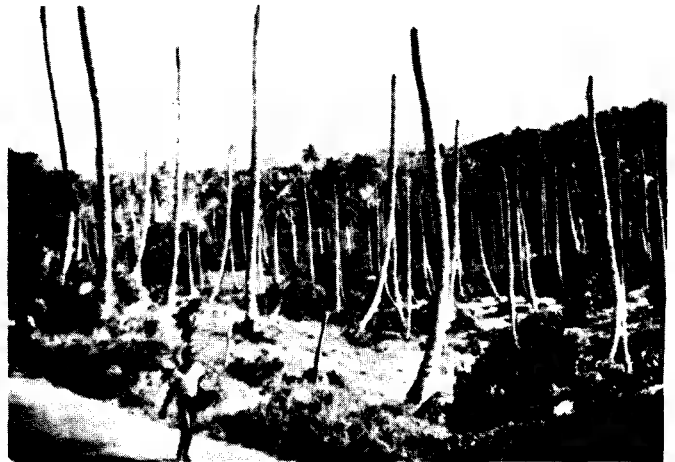


А

0,5 мкм

Рис. 11-25. А. Микоплазмоподобные организмы проникают через пору ситовидной пластинки молодого соцветия кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*),

вызывая летальное заболевание — желтуху. Б. Опустошенная роща кокосовых пальм на Ямайке, которые сейчас выглядят как телеграфные столбы.



Б

Летальная желтуха поражает многие виды пальм, произрастающих на юге Флориды или в других районах

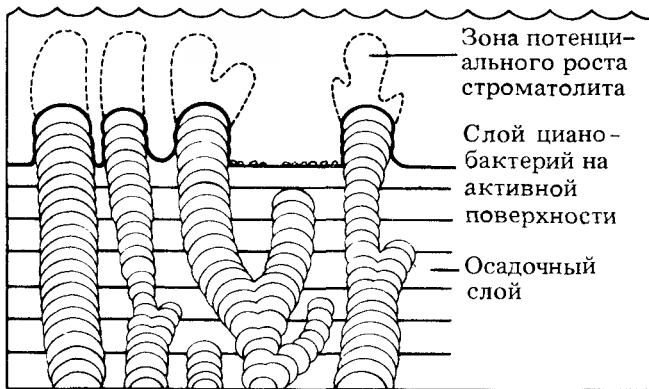


Рис. 11-26. Образование строматолитов происходит, когда обширные колонии цианобактерий пропитываются и укрепляются карбонатом кальция. Строматолиты имеют самую разнообразную форму, например куполообразную, как показано на рисунке и фотографии. Они часто встречаются в ископаемых породах, а в настоящее время образуются только в сугубо специфических условиях, например на литорали залива Шарк в Западной Австралии

чехол, часто яркой окраски, особенно у наземных видов. Окраска может быть светло-золотой, желтой, коричневой, красной, изумрудной, голубой, фиолетовой и темно-синей. Кроме того, каротиноиды и фикобилины, присутствующие в клетках цианобактерий, модифицируют их окраску. Несмотря на свое название, только около половины «сине-зеленых водорослей» действительно имеют этот цвет. Красное море получило свое название, вероятно, благодаря «цветению» морских планктонных видов рода *Trichodesmium* (цианобактерий, содержащих вакуоли), которые часто встречаются на поверхности этого моря.

Многие морские цианобактерии обитают в известняках или на субстратах, богатых известью, таких, как раковины моллюсков или кораллиновые водоросли. Пресноводные виды, особенно живущие в горячих источниках, часто образуют толстые слои известняка в своих колониях. В Йеллоустонском национальном парке нитчатая форма *Mastigocladus* обитает в горячей воде при 55° С, а одноклеточная *Synechococcus* выдерживает температуры до 73—75° С. Циано-

бактерии широко распространены в почве, включая и пустыни; насчитывается 20 000—50 000 таких организмов на 1 г почвы.

Представители многих родов цианобактерий фиксируют азот. В теплых районах Азии рис может довольно долго расти на одном и том же участке без применения удобрений благодаря азотфиксирующим цианобактериям. Цианобактерии, особенно из рода *Anabaena*, обитают в полостях листьев водного папоротника *Azolla*, который в свою очередь имеет почти облигатные связи с этими цианобактериями. Благодаря своей способности фиксировать молекулярный азот цианобактерии могут заселять голые поверхности скал и почву вместе с лишайниками, печеночниками и другими организмами, с которыми вступают в симбиоз. Морские виды *Trichodesmium* фиксируют около четверти всего поглощаемого морем азота, т. е. довольно значительное количество.

Фиксация азота происходит в *гетероцистах* — клетках большого размера, которые образуются у нитчатых форм (см. рис. 11-13, 11-15). Оболочка гетероцисты аналогична клеточной оболочке цианобактерий, однако снаружи имеет два дополнительных слоя. Внешний слой состоит из полисахаридов, а внутренний — из гликолипидов. Внутренние мембраны гетероцисты образуют концентрическую и сетчатую структуру. Поскольку в гетероцистах нет фотосистемы II (гл. 7) и происходит только циклическое фосфорилирование, кислород не выделяется, а имеющийся сразу же восстанавливается водородом — побочным продуктом фиксации азота — или удаляется через клеточную стенку гетероцисты. Нитрогеназа чувствительна к кислороду, и фиксация азота — анаэробный процесс. Образование гетероцист у *Nostoc* и бактерий других родов ингибируется аммиаком и нитратами, однако, когда содержание этих азотистых веществ падает ниже определенного уровня, гетероцисты начинают появляться вновь. Как уже упоминалось, некоторые цианобактерии образуют устойчивые споры — акинеты, которые отличаются по структуре и функции от гетероцист.

Цианобактерии могут вступать в симбиотические отношения с некоторыми губками, амебами, жгутиковыми простейшими, диатомовыми и зелеными водорослями, лишайными хлорофиллами, другими цианобактериями, мхами, сосудистыми растениями и оомицетами. При этом они теряют клеточную оболочку и функционируют как хлоропласты. Симбиотическая цианобактерия делится одновременно с клеткой-хозяином аналогично хлоропластам. Эволюционные связи цианобактерий с некоторыми эукариотами будут обсуждены в гл. 15.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бактерии относятся к прокариотам, они лишены сформированного ядра, окруженных мембранами клеточных органелл и не размножаются половым путем. Генетический материал бактерий представлен единственной кольцевой молекулой двухцепочечной ДНК. За исключением микоплазм и спироплазм, бактерии имеют прочную клеточную оболочку. У всех групп, кроме архебактерий, клеточная оболочка состоит из макромолекулы пептидогликана и иногда содержит липополисахариды, составляющие большую часть ее наружного слоя. Бактерии, как правило, одноклеточные организмы, хотя после деления могут и соединяться друг с

другом, образуя нити или другие «мнимые» многоклеточные структуры.

Большинство бактерий являются гетеротрофами; наряду с грибами они выполняют функции редуцентов в экосистеме земного шара. По типу метаболизма бактерии можно разделить на разнообразные группы; большинство бактерий — гетеротрофы, но есть фотосинтезирующие формы (фотоавтотрофы); другие относятся к хемоавтотрофам. Некоторые бактерии — строгие аэробы, другие — облигатные анаэробы, встречаются и факультативные анаэробы. Многие виды играют важную роль в круговороте азота, серы и углерода. Другие вызывают болезни животных и растений.

Фотосинтезирующие бактерии делятся по крайней мере на пять групп, в том числе цианобактерии и *Prochloron*, которые содержат хлорофилл *a*, характерный для фотосинтезирующих эукариот. Хемосинтетические бактерии получают энергию путем окисления неорганических молекул. Некоторые из них окисляют белки и аминокислоты и превращают аммиак в нитриты, другие преобразуют нитриты в нитраты и, таким образом, играют незаменимую роль в круговороте азота. Кроме того, многие цианобактерии могут фиксировать атмосферный азот или образуют слоистые меловые структуры, называемые строматолитами.

Бактерии могут быть палочковидными (бациллы), шаровидными (кокки), спиральными (спириллы). Если клеточная оболочка не разделилась полностью, дочерние клетки могут образовывать группы, нити или плотные скопления. Бактерии иногда имеют жгутики и способны к движению; жгутики могут покрывать всю поверхность клетки или локализоваться на одном конце. Вращательные движения жгутиков позволяют бактерии перемещаться в воде, устремляться к пище или избегать токсического вещества. Некоторые бактерии имеют короткие палочковидные выросты — фимбрии. Бактерии могут передвигаться скольжением.

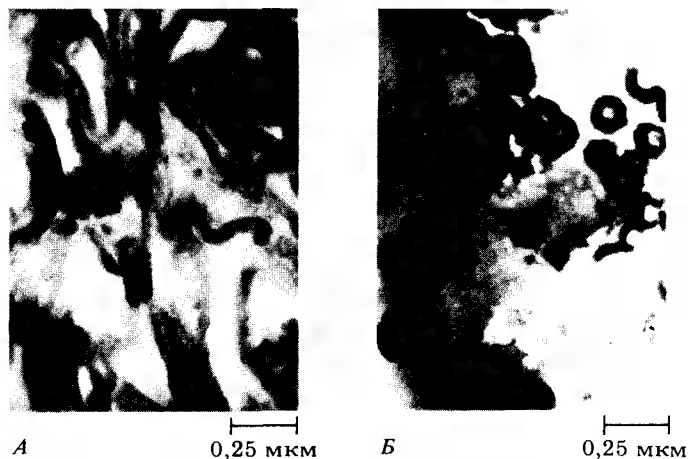
Архебактерии, многие из которых метанобразующие, имеют уникальную последовательность нуклеотидов рРНК. Архебактерии выживают в экстремальных экологических условиях и напоминают организмы, существовавшие на ранних этапах развития жизни.

Мутации, как и высокая интенсивность размножения, являются основной причиной изменчивости бактерий. Генетическая рекомбинация также имеет место и предполагает перенос ДНК из одной клетки в другую. Этот перенос может происходить путем конъюгации, трансформации (пассивное включение фрагментов ДНК, содержащихся в среде) или трансдукции (инъекция ДНК в бактериальную клетку с помощью бактериофага).

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

БАКТЕРИИ И ИСКОПАЕМОЕ ТОПЛИВО

Ранее считали, что залежи нефти, угля и природного газа образовались в основном из морского планктона и наземных растений, обитавших на болотах или в аналогичных условиях в теплом, мягком климате. В настоящее время оказалось, что именно бактерии, разлагавшие остатки этих организмов, сыграли решающую роль в образовании ископаемого топлива. Французские исследователи обнаружили следы биохимической деятельности бактерий в нефти, а недавно и сами бактерии были идентифицированы в ней с помощью электронного микроскопа.



Эти бактерии были обнаружены в нефтеносных сланцах в Тулбаке (Квинсленд, Австралия) и иллюстрируют работу Мириам Гликсон. Исследуемые сланцы относятся к меловому периоду и имеют возраст 120 млн. лет. А. Нитчатые бактерии, вероятно цианобактерии; можно видеть частицы этих нитей. Такие бактериальные остатки вместе с обильными известняковыми вкраплениями в массе нефтеносных сланцев позволили доктору Гликсон сделать заключение, что цианобактерии были основным источником органических веществ, присутствующих в сланцах. Б. Бактерии в виде пончиков напоминают *Flectobacillus marinus*. Они разлагают планктонных протистов и изредка сохраняются в нефтяных отложениях, которые в значительной степени образовались в результате деятельности этих бактерий.

В Австралийском национальном университете в Канберре геолог Мириам Гликсон собрала и сконцентрировала органический материал из богатых нефтью сланцев, имеющих возраст 120 млн. лет. Исследовательница высушила его, заключила в смолу, сделала срезы для электронной микроскопии и обнаружила несколько типов бактерий. Одни напоминали ныне живущие морские виды, разлагающие водоросли и другой органический материал, а другие — цианобактерии. Предварительные результаты, полученные доктором Гликсон, позволяют предположить, что бактерии сыграли меньшую роль в образовании нефти в пресноводных водоемах, чем в морских.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

РАК ЦИТРУСОВЫХ

Одна из самых острых вспышек этого заболевания началась сравнительно недавно — в августе 1984 г., когда в питомнике Эйвон-Парка во Флориде были обнаружены сеянцы цитрусовых с желтыми и бурыми крапинами. Они оказались больны раком, вызванным одной из более 100 разновидностей бактерии *Xanthomonas campestris*. Другие представители этого вида заражают персиковые деревья, бобовые, капусту и другие растения, однако штамм, инфицирующий цитрусовые,



А



Б

Рак citrusовых, чрезвычайно быстро распространившийся по Флориде в 1984 г. А. Пораженные плоды и листья апельсина. Б. Поврежденный стебель апельсинового дерева

представляет особую опасность для растениеводов. За четыре месяца с того момента, как обнаружили больные растения, во Флориде погибло 7 млн. сеянцев citrusовых, несмотря на все попытки остановить распространение заболевания. В изучение данной болезни в США были вложены громадные ассигнования.

Рак citrusовых (симптомы — повреждение стеблей, листьев и плодов) распространяется очень быстро; он передается через упаковочные ящики, обертку, транспортируемые растения и многими другими путями. Штаммы бактерий, поражающих citrusовые, различаются по симптомам заболевания, местам поражения, тому, какие виды citrusовых к ним чувствительны.

До трагедии 1984 г. во Флориде рак не поражал citrusовые сорок лет. В чем причина новой вспышки болезни? К сожалению, ни один штамм, поразивший растения в 30-е годы, не сохранился, хотя было важно сравнить его с новым штаммом. Новый штамм был завезен из-за границы: почти 5800 партий фруктов, зараженных раком, были задержаны инспекцией в портах США между 1971 и 1983 гг., что иллюстрирует большое экономическое значение строгого контроля за сельскохозяйственной продукцией.

Только создание устойчивых сортов citrusовых, подобных тем, которые произрастают в Японии, восстановит индустрию citrusовых во Флориде, которая в 1983 г. имела оборот в 2,5 млрд. долларов. Около 58% всех апельсиновых соков, которые потребляли американцы в 80-х годах, поставлялось из Флориды, еще 35% — из Бразилии.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Blakemore, R. P., R. B. Frankel: "Magnetic Navigation in Bacteria", *Scientific American* **245**(6): 58—65; December 1981.

Увлекательное описание способа ориентации бактерий в магнитных полях.

Brock, Thomas D.: *Biology of Microorganisms*, 3rd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1979.

Интересное и порой увлекательное введение в микробиологию, где имеется описание водорослей и простейших; особое внимание уделено экологии микроорганизмов.

Carr, N. G., B. B. Whitton (Eds.): *The Biology of Cyanobacteria*, University of California Press, Berkeley, 1982.

Исчерпывающее описание цианобактерий, сделанное многими специалистами.

Dickinson, C. H., J. A. Lucas: *Plant Pathology and Plant Pathogens*, 2nd ed., Halsted Press, John Wiley and Sons, Inc., 1982.

Хорошо написанное введение в фитопатологию; это проблема, имеющая общий интерес и практическое значение.

Krogmann, David W.: "Cyanobacteria (Blue-Green Algae) — Their Evolution and Relation to Other Photosynthetic Organisms", *BioScience* **31**: 121—124; 1981.

Интересный и краткий обзор цианобактерий.

Maramorosch, K.: "Spiroplasmas: Agents of Animal and Plant Diseases", *BioScience* **31**: 374—380; 1981.

Хороший обзор спироплазм — уникальной группы патогенных, лишенных оболочки бактерий.

Margulis, Lynn: *Early Life*, Science Books International, Publishers, Portola Valley, Calif., 1982.

Блестящее описание эволюции бактерий.

Roberts, Daniel A., Carl W. Bothroyd: *Fundamentals of Plant Pathology*, 2nd ed., W. H. Freeman and Company, New York, 1984.

Современное описание болезней растений и организмов, их вызывающих.

Sonea, S., M. Panisset: *A New Bacteriology*, Jones and Bartlett Publishers, Inc., Boston, Mass., 1983.

Замечательная краткая книга о бактериях как живых организмах.

Starr, M. P., et al. (Eds.): *The Prokaryotes. A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria*, Springer-Verlag, New York, 1981.

Современный трактат о бактериях; двухтомная книга, состоящая из 169 глав; богатый источник современной и достоверной информации.

Tortora, G. J., B. R. Funke, Christine L. Case: *Microbiology: An Introduction*, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1982.

Хорошо составленный и легко читаемый труд, касающийся всех аспектов жизнедеятельности бактерий, вирусов и микроскопических эукариот.

Woese, C. R.: "Archaeobacteria", *Scientific American* **244**(6): 98—122; June 1981.

Интересная статья об уникальных археобактериях, посвященная теории Карла Уоза.



Рис. 12-1. Бактериофаг T2, инфицирующий клетку *Escherichia coli*. В результате внедрения вирусной ДНК бактериальная клетка подверглась лизису

Вирус в основном состоит из геномной нуклеиновой кислоты, которая реплицируется в клетке-хозяине, используя ее ферментативные системы для синтеза вирусспецифических нуклеиновых кислот и белков (рис. 12-1). Поскольку вирус сам по себе не может расти и размножаться, нельзя считать его «живым» организмом в обычном понимании. В состав вирусов входит либо ДНК, либо РНК, образованная одной или двумя цепями, в зависимости от типа вируса. Все вирусы имеют белковую оболочку (капсид), внутри которой заключена нуклеиновая кислота; у некоторых обнаружена дополнительная, богатая липидами, оболочка, окружающая капсид. Белковая или липопротеиновая оболочка «узнает» поверхность, на которой адсорбируется вирус, и защищает нуклеиновую кислоту в составе вириона.

Вирусы имеют важное значение, поскольку широко распространены у растений и других организмов, часто при этом являясь причиной болезни. У человека вирусы вызывают множество заболеваний, включая оспу, ветряную оспу, корь, свинку, грипп, респираторные заболевания (часто осложненные вторичной бактериальной инфекцией), инфекционный гепатит, желтую лихорадку, полиомиелит, бешенство, герпес и СПИД (синдром приобретенного иммунодефицита). Иногда вирусы одной группы могут поражать и растения, и животных. К болезни приводит резкое нарушение процессов жизнедеятельности зараженной клетки. Многие вирусные заболевания у животных можно предупредить путем иммунизации, эффективность которой против оспы была впервые продемонстрирована в 1790-х годах английским врачом Эдуардом Дженнером. Однако, как уже установлено, вирусные заболевания с трудом поддаются лечению, поскольку вирусы не чувствительны к антибиотикам. К счастью, во многих случаях иммунная система ограничивает дальнейшее распространение инфекции.

Клетки живого организма одновременно могут быть инфицированы различными вирусами. Иногда вирус, выделенный от одного хозяина, может заражать клетки другого хозяина. Поэтому трудно сделать вывод, сколько видов вирусов существует на сегодняшний день; описано по меньшей мере 400 вирусов растений, которые можно подразделить на 25 групп. Вирусы поражают не только эукариотические организмы, но и бактерии. Вирусы бактерий называются

бактериофагами («пожиратели бактерий») или просто *фагами*. Фаги — это очень важный инструмент современной молекулярной биологии; исследуя взаимодействие фагов и бактерий, мы узнали много нового о механизме синтеза белка и организации генов. Вирусы широко используются для исследований репликации ДНК, регуляции генов, транскрипции, трансляции, процессинга РНК и природы раковых заболеваний. Они представляют собой, по сути, естественные переносчики генетической информации и именно поэтому незаменимы в современной биотехнологии. На их основе получены векторы для переноса генов в бактериальные, животные и растительные клетки. Использование вирусов в геномной инженерии растений будет в ближайшее время несомненно расширяться и окажет значительное влияние на ботанические и сельскохозяйственные исследования. Кроме того, ученые полагают, что наряду с бактериями вирусы можно использовать для стимулирования в клетках процессов синтеза полезных и нужных нам веществ.

Сейчас изучаются разнообразные формы вирусов, инфицирующих насекомых, с целью разработки нового биологического способа борьбы с вредителями. Уже наметились некоторые успехи, например в США с хлопковой совкой (*Heliothis zea*) эффективно борются с помощью вируса. Данные методы борьбы практически безвредны по сравнению с многократным использованием химических пестицидов; более того, вирус имеет высокую специфичность по отношению к паразитам, что немаловажно.

ПРИРОДА ВИРУСОВ

Существование вирусов было впервые установлено при изучении мозаичной болезни табака. Оказалось, что возбудитель этой болезни может проходить через фарфоровый фильтр, обычно используемый для улавливания бактерий. Размер вирусов колеблется от 17 до 300 нм в диаметре. Таким образом, по величине они сравнимы с молекулами, например атом водорода имеет диаметр около 0,1 нм, а размер молекулы белка в среднем равен десяткам нанометров.

Как уже упоминалось выше, вирусы размножаются только в живых клетках; многие из них высокоспецифичны по отношению к типу инфицируемых клеток. Они радикально изменяют биосинтетические процессы клетки-хозяина; при этом нуклеиновая кислота вируса переключает клетку на синтез вирусспецифических структур, конкурируя, таким образом, с ее генетическим аппаратом (см. рис. 8-3). Например, респираторные вирусы размножаются в клетках слизистой оболочки дыхательных путей, вызывая характерные симптомы простуды. Чаше всего вирусы имеют узкий круг хозяев; одним из быстрых методов идентификации неизвестных бактерий может служить использование специфических бактериофагов, разрушающих определенные бактериальные клетки (рис. 12-1). И наоборот, реакция некоторых видов растений на неизвестный вирус может быть использована (в совокупности с другими методами) для идентификации данного вируса.

До 1930-х гг. вирусы рассматривались как мельчайшие бактерии. В 1933 г. эта точка зрения была опровергнута. Уэнделл Стэнли, работавший в Рокфеллеровском институте, получил экстракт вируса табачной мозаики из инфицированных растений и очистил его. Очищенный вирус осаждался в виде кристаллов. Кристаллизация — это один из главных тестов на присутствие химически чистого соединения, не содержащего примеси; таким образом, стало ясно, что с

химической точки зрения вирус намного проще живого организма. Когда Стэнли растворил игловидные кристаллы и нанес на лист табака, то характерные симптомы мозаичной болезни появились вновь. Тем самым было показано, что вирус сохраняет инфекционность после кристаллизации и ресуспендирования.

Большинство вирусов растений, подобно вирусу табачной мозаики, содержат только РНК, в то время как другие вирусы — только ДНК. В отличие от вирусов все клеточные организмы содержат оба типа нуклеиновых кислот. Вирусы лишены рибосом, а также ферментов, необходимых для синтеза белка и генерирования энергии. В этом отношении вирусы принципиально отличаются от организмов, имеющих клеточную организацию.

СТРУКТУРА ВИРУСНЫХ ЧАСТИЦ

С помощью электронного микроскопа изучена структура большого числа вирусов. Вирус табачной мозаики, например, имеет палочковидную форму; его длина составляет 300 нм и диаметр — 15 нм. В состав вируса входит единственная молекула РНК размером в 6000 нуклеотидов (рис. 12-2). Капсид состоит из 2000 идентичных молекул белка, уложенных по спирали (рис. 12-3). Наиболее распространенная форма вирусных капсидов — икосаэдр с 20 гранями. Икосаэдр — это многогранник с кубическим типом симметрии, образованный большим числом идентичных субъединиц и имеющий максимальный объем внутреннего пространства (геодезические куполы сконструированы по этому же принципу). К икосаэдрическим относятся многие вирусы, вызывающие респираторные заболевания человека (рис. 12-4), полиомиелит, оспу птиц, пузырчатую лихорадку, папиллому человека, многие виды рака у мышей и других животных, болезни растений, включая пятнистую мозаику яблони (рис. 12-5, А), кольцевую мозаику табака, мозаику огурцов и плодов бобовых. Рядовирусы растений и животных имеют пулевидную форму и окружены внешней липопротеиновой оболочкой (рис. 12-5, Б). Палочковидные вирусы со спиральной симметрией, подобные вирусу табачной мозаики, наиболее характерны для растений; они часто напоминают неплотную спираль и выглядят как длинные гибкие нити (рис. 12-5, В).

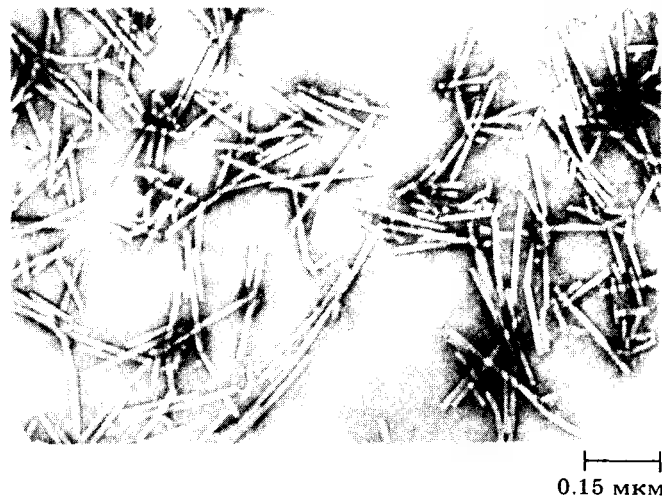


Рис. 12-2. Частицы вируса табачной мозаики (ВТМ) под электронным микроскопом

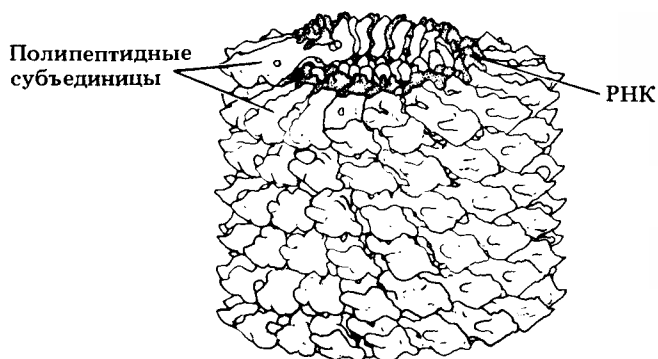


Рис. 12-3. Схематическое изображение части ВТМ. В центре вируса находится РНК; она покрыта белковой оболочкой (капсидом), образованной 2200 идентичными белковыми молекулами, каждая из которых содержит 158 аминокислотных остатков. Белковые молекулы формируют субъединицы неправильной формы. Молекула РНК лежит в желобке, образованном самыми узкими концами субъединиц; она показана наверху в виде темной цепочки

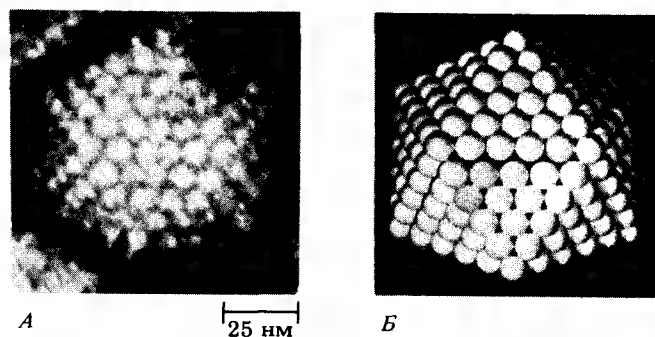


Рис. 12-4. А. Аденовирус — один из многочисленных вирусов, вызывающих респираторные заболевания у человека. Он имеет форму икосаэдра. Каждая из его двадцати сторон представляет собой равносторонний треугольник, состоящий из белковых субъединиц. Общее число субъединиц равно 252. Б. Модель аденовируса, собранная из 252 теннисных мячей

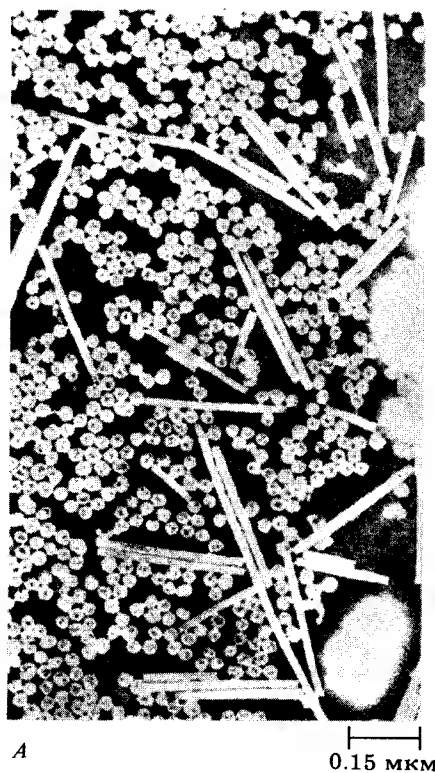
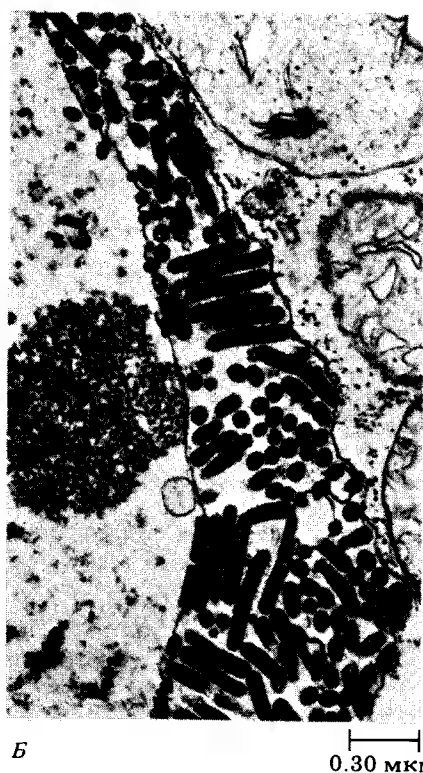
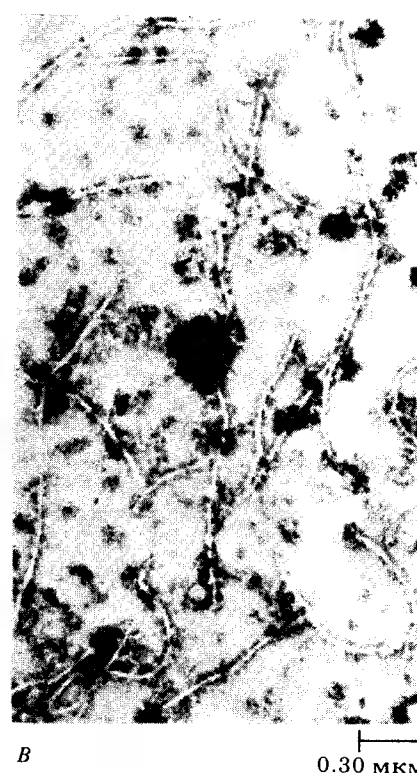


Рис. 12-5. РНК-содержащие вирусы растений. А. Смесь вирусов яблоневого мозаики и табачной мозаики. Вирус яблоневого мозаики имеет форму икосаэдра, а вирус табачной мозаики — жесткий и удлинённый. Б. Частицы рабдови-



руса в клетке перца кустарникового (*Capsicum frutescens*), имеющие типичную пулевидную форму. Вирус находится в пространстве между внутренней и наружной мембранами ядерной



оболочки. Он проходит через внутреннюю ядерную мембрану, фрагмент которой затем окружают его частицы. В. Частицы гибкого длинного вируса в клетке кактуса *Zygocactus truncatus*

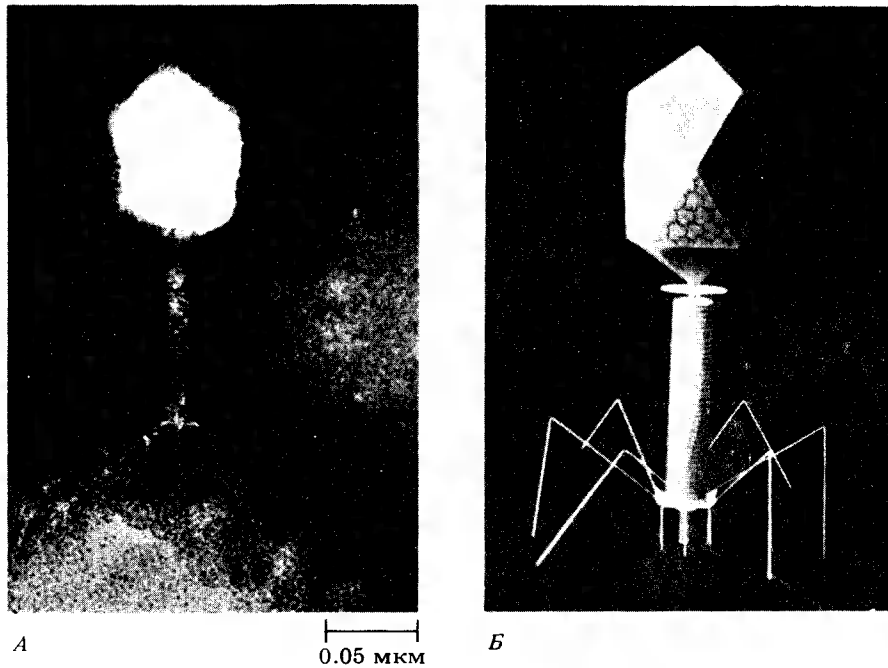


Рис. 12-6. Электронная микрофотография (А) и модель (Б) бактериофага Т4; фаги этой группы инфицируют бактерии *Escherichia coli*. Хвостовой отросток, полый внутри, окружен чехлом, который способен к сокращению за счет специальных волокон, содержащих АТФ. На конце хвостового отростка имеется базальная пластинка, от которой радиально отходит шесть длинных нитей. Они прикрепляются к клеточной стенке бактерии и притягивают к ней базальную пластинку. Затем белки отростка сокращаются, вводя его, как шприц, в бактерию; молекула ДНК, которая в 650 раз длиннее головки, «впрыскивается» в клетку, оставляя белковую оболочку снаружи

Один из распространенных бактериофагов — Т4 (рис. 12-1, 12-6) имеет более сложную структуру, чем обсуждавшиеся вирусы. Длина его составляет 100 нм, а сам бактериофаг состоит из пяти «частей»: гексагональной головки, отростка, чехла отростка, способного к сокращению, базальной пластинки и нитей отростка. Длинная молекула ДНК уложена в виде спирали внутри головки фага. Фаг Т4, подобно другим вирусам, способен к синтезу многих белков, не входящих в состав самих вирусных частиц. Эти белки используются для репликации ДНК и других целей. Один из них — фермент лизоцим — вызывает лизис бактериальной клетки в конце инфекционного цикла. Четкие пятна, называемые бляшками, появляются на бактериальных колониях в тех местах, где произошел активный лизис клеток бактериофагами.

Другие крупные сложные вирусы состоят из нескольких молекул ДНК или РНК и различных белков. Такие вирусы могут содержать до 200 генов. Большинство же вирусов, однако, имеет простую кубическую или спиральную организацию и содержит несколько генов, например вирус табачной мозаики имеет всего три гена.

Инфекционные свойства вирусов

Белковые капсиды отдельных вирусных частиц часто окружены или даже заменены оболочкой, богатой липидами. У многих вирусов на оболочке имеются выступы — шипы, состоящие из гликопротеинов и липидов. Свойства молекул, образующих капсиды, оболочку или шипы вирусов, определяют их инфекционные особенности. Например, вирус, проникающий в животную клетку, сначала связывается со специфическим рецептором, расположенным на плазматической мембране клетки. Для вирусов растений специфические рецепторы неизвестны; они проникают через поврежденные поверхности.

На примере вируса гриппа можно проиллюстрировать распространение вирусной инфекции (рис. 12-7). Специфические гликопротеины, образующие шипы на оболочке вирусных частиц, определяют их инфекционные свойства, которые могут быть изменены в результате рекомбинации и

мутаций. Иммуитет к вирусам основан на узнавании специфических белков вирусной оболочки, и поэтому новый штамм вируса, возникший путем рекомбинации или мутации, может вызвать заболевание в популяции, которая уже была предварительно иммунизирована. Свойства поверхностных гликопротеинов вируса гриппа меняются постоянно, и, следовательно, меняются инфекционные свойства индивидуальных штаммов этого вируса.

Промежуток между эпидемиями гриппа соответствует тому отрезку времени, который необходим для возникновения и стабилизации нового штамма вируса. Грипп — это единственное инфекционное заболевание, которое проявляется в виде периодических глобальных эпидемий, опасных

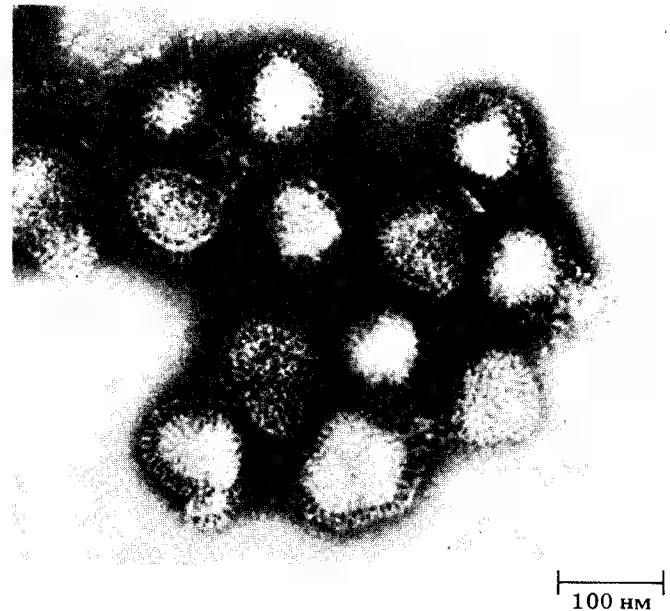


Рис. 12-7. Вирус гриппа. Хорошо видны шипы на оболочке отдельных вирусных частиц

для жизни человека. Зимой 1968/69 гг. в США было зарегистрировано 50 млн. случаев гонконгского гриппа, при этом 70 000 человек погибло. Колоссальная эпидемия гриппа 1918/19 гг. охватила весь земной шар, проходила в виде трех волн и унесла 20 млн. жизней. Другие вирусные инфекции, включая болезни растений, могут распространяться в зависимости от особенностей строения и изменения капсидов и оболочек, однако они менее изучены, чем грипп.

РЕПЛИКАЦИЯ ВИРУСОВ

Перед репликацией вирусная нуклеиновая кислота освобождается от капсида и оболочки. Например, у бактериофага Т4 капсид остается снаружи клетки-хозяина; у других капсид или оболочка отделяются от нуклеиновой кислоты внутри клетки; в третьем случае они могут растворяться ферментами клетки-хозяина. У некоторых вирусов часть белков должна внедриться в заражаемую клетку в комплексе с нуклеиновой кислотой, поскольку многие из них представляют собой полимеразы, которые необходимы для репликации вируса. Когда геном вируса освободится от капсида или оболочки внутри клетки-хозяина, дальнейшие события могут развиваться двумя путями.

1. Вирус размножается, используя генетический аппарат клетки. Размножение вируса происходит в три этапа. Во-первых, вирусные нуклеиновые кислоты «заставляют» клетку синтезировать новые вирусные ферменты. Во-вторых, синтезируются в необходимом количестве вирусспецифические нуклеиновые кислоты и белки. И наконец, происходит сборка вирусных частиц. Перечисленные этапы перекрываются во времени и регулируются генетически; в результате образуется большое количество (иногда тысячи) вирусных частиц на клетку. В случае бактериофагов дочерние вирусные частицы выходят из клеток хозяина, разрушая их. Про такие клетки говорят, что они подверглись *лизису* (от греч. *lysis* — распад), а подобные вирусы называют *литическими*. Продуктивная инфекция не всегда приводит к лизису. Многие вирусы животных выходят из клетки, отпочковываясь от клеточной мембраны, а вирусы растений перемещаются по плазмодесмам и в конце концов по проводящим тканям в другие части растения.

2. Геном вируса встраивается в геном клетки-хозяина. Некоторые бактериофаги, например, имеют фрагменты ДНК, гомологичные участкам бактериального генома. Данные вирусы могут встраиваться в геном клеток путем рекомбинации, и в этом случае их называют *умеренными* фагами, поскольку лизиса клеток не происходит. Встроенный вирус называют *профагом*. Вирусы, участвующие в трансдукции, являются умеренными фагами. К умеренным вирусам относятся и некоторые вирусы животных, однако среди вирусов растений подобные случаи неизвестны.

У ДНК-содержащих вирусов, например вируса осповакцины, вызывающего болезнь скота, ДНК направляет синтез мРНК, которая в свою очередь служит матрицей для синтеза различных белков. ДНК может быть одно- или двухцепочечной. У большинства РНК-содержащих вирусов, например вируса табачной мозаики, геном представлен одноцепочечной молекулой. На ней в клетке-хозяине образуется комплементарная цепь, которая служит матрицей для синтеза новых РНК. Они связываются с рибосомами клетки и функционируют как информационная РНК, обеспечивая синтез ферментов и белков вирусной оболочки.

Метаболическая активность вирусов может существенно

изменять метаболизм клетки-хозяина. У одного вида *Clostridium* образование смертельных токсинов, вызывающих ботулизм, происходит только при активном и продолжительном участии специфических бактериофагов. Неинфицированные бактерии не образуют токсины. Еще более удивительно, что заражение другим бактериофагом вызывает у того же самого штамма бактерий образование токсинов, способствующих развитию газовой гангрены и многих других болезней. Совсем недавно считали, что ботулизм и газовая гангрена вызываются разными видами *Clostridium*, однако сейчас полагают, что одним, но инфицированным различными бактериофагами. Аналогично некоторые «новые» виды растений и грибов, как выяснилось позже, — это давно известные виды, которые под влиянием вирусной инфекции приобрели специфические особенности.

РАЗНООБРАЗИЕ ВИРУСОВ

Никто не знает, сколько существует вирусов, и почти всегда можно выделить новые их виды, исследуя новые группы организмов. Номенклатура вирусов в настоящее время усиленно разрабатывается; латинские двойные названия, принятые в современной систематике, к вирусам обычно не применяются. Бактериофаги обозначают буквами и цифрами, например Т7 (Т означает «тип»). Вирусы растений обычно имеют «народные» названия, например «ВТМ» — вирус табачной мозаики; вирусам животных иногда дают латинские названия, как бактериям. Основные типы вирусов обсуждаются ниже.

РНК-содержащие вирусы

Одноцепочечные РНК-содержащие вирусы подразделяют на вирусы с позитивным (плюс-нитевые) и негативным (минус-нитевые) геномами. В первом случае РНК функционирует как матричная, во втором случае на ней образуется комплементарная цепь, которая служит матрицей для синтеза мРНК вируса. В свою очередь плюс-нитевые РНК-содержащие вирусы подразделяются на две группы в зависимости от того, имеется ли у них оболочка. Например, вирус табачной мозаики не имеет оболочки. К безоболочечным РНК-содержащим вирусам с позитивным геномом относятся вирусы полиомиелита и ящура. Более того, к этому типу относятся около одной трети вирусов, вызывающих респираторные заболевания человека.

К оболочечным РНК-содержащим вирусам с позитивным геномом относятся *арбовирусы*, переносимые членистоногими и вызывающие многие болезни, особенно в тропиках. Желтая лихорадка передается, например, от инфицированных обезьян к человеку с помощью москитов.

Минус-нитевые РНК-содержащие вирусы вызывают такие заболевания, как бешенство, корь, свинка, болезнь Ньюкасла домашних птиц и чума многих животных. Все перечисленные вирусы, кроме вируса бешенства, относятся к группе парамиксовирусов и имеют сложное строение. Они покрыты оболочкой, имеют диаметр 300 нм и внутри аналогичны вирусу табачной мозаики, у которого вокруг РНК по спирали располагаются белковые субъединицы. Вирус гриппа относится к минус-нитевым РНК-содержащим вирусам; геном его представлен одноцепочечной РНК. К вирусам с двухцепочечной РНК относится вирус раневых опухолей растений (рис. 12-8), имеющий необычный процесс репликации и переносимый цикадами.

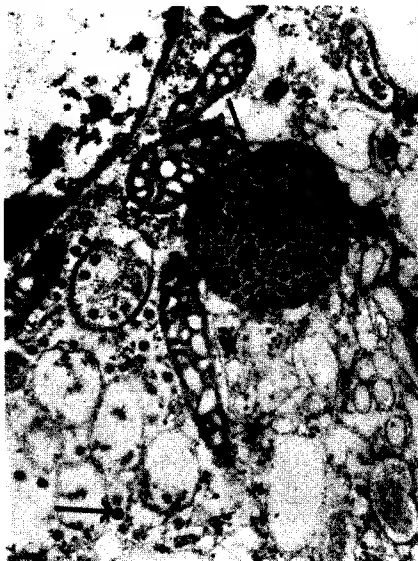
Рис. 12-8. А. Опухоли донника белого (*Melilotus alba*), вызванные вирусом раневых опухолей. Б. Частицы вируса раневых опухолей (отмечены стрелками) на электронной микрофотографии клетки растения-хозяина. В. Цикадка (*Agallia*

constricta) — переносчик вируса раневых опухолей. Электронная микрофотография эпидермальной клетки *Agallia*. Вверху слева видны многочисленные вирусные частицы, скопления которых

напоминают соты. Внизу справа видны отдельные вирусные частицы. Вирус раневых опухолей, подобно многим вирусам растений, содержит двухцепочечную РНК



А



Б



В

0,5 мкм

ДНК-содержащие вирусы

Двухцепочечные ДНК-содержащие вирусы вызывают папилломы (вирусы папилломы) и герпес (вирусы герпеса). Заражение вирусами герпеса приводит к появлению язв и гнойных пузырьков на слизистых оболочках (так называемых «весенних лихорадок»). Во многих случаях герпесвирусы вызывают заболевание половых органов, ветрянку оспу, опоясывающий лишай, мононуклеоз, некоторые виды рака и летальные системные инфекции у новорожденных. Другая группа таких ДНК-содержащих вирусов — поксвирусы — включает более сложные и крупные вирусы, такие, как вирус осповакцины. Гепатит В вызывается вирусом, содержащим частично двухцепочечную ДНК. Гепатит А вызывается РНК-содержащим вирусом.

Две группы ДНК-содержащих вирусов — каулимовирусы и геминивирусы — поражают растения. Молекулярные свойства геминивирусов необычны; они представлены двумя вирионами, имеющими структуру несовершенных икосаэдров. В каждом вирионе заключена одноцепочечная молекула ДНК, причем для развития инфекции необходимы обе молекулы. Золотая мозаика бобов вызывается геминивирусами, которые переносятся белокрылками. Другая болезнь — полосатость кукурузы — вызывается вирусом, который распространяется цикадками.

Вирус мозаики цветной капусты переносится тлями; он относится к группе каулимовирусов, содержащих двухцепочечную ДНК. Частицы этих вирусов имеют икосаэдрическую форму. Разрывы в молекуле ДНК препятствуют образованию двойной спирали по всей ее длине. Каулимовирусы интенсивно изучаются, поскольку они могут быть переносчиками желаемых генов в растения.

ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ РАСТЕНИЙ

Более тысячи известных заболеваний растений вызываются вирусами, относящимися примерно к 100 различным типам (рис. 12-8). Вирусные болезни растений, как правило, распространяются с помощью беспозвоночных — насекомых или нематод. Сосущие насекомые, такие, как тли и цикадки, переносят вирус вместе с соком, который извлекают из флоэмы или клеток эпидермиса. Некоторые вирусы размножаются в переносчике так же хорошо, как и в клетках инфицированного растения.

Некрозы характеризуются появлением участков мертвых тканей; в случае мозаичных болезней листья или другие части растения покрываются пятнами; оба эти широко распространенные заболевания вызываются вирусами. При мозаичной болезни на листьях или других зеленых частях растения появляются светло-зеленые и желтые маленькие крапинки или большие полосы. Иногда все инфицированное растение может быть более светлым, чем здоровое. Желтые пятна или окаймление листьев некоторых сельскохозяйственных культур вызываются вирусами, пестрая окраска цветов — тоже результат вирусной инфекции, передающейся от поколения к поколению (рис. 12-9).

Вирусы мозаики преимущественно поражают ткани паренхимы, уменьшая или сводя к нулю количество хлоропластов. Другие накапливаются в богатом сахарами соке флоэмы и могут приводить к гибели ее клеток. Вирусные болезни в значительной степени снижают продуктивность зерновых культур во всем мире, причем они поражают огромное число видов. Безвирусные растения можно получать с помощью культуры ткани; при этом кончик меристематической ткани, не содержащий вируса, отделяют от роди-



Рис. 12-9. Пестрые цветки тюльпана.
Подобная окраска вызвана вирусом

тельского растения и культивируют *in vitro*, где он дает начало новому растению. Данный метод позволил увеличить урожай картофеля и ревеня.

Недавно сделано интересное открытие, касающееся вируса некротической мозаики риса, который при заражении растения подавляет его рост. С. К. Гхош из Индийского центрального института научных исследований в 1982 г. обнаружил, что другие растения (например, джут — источник грубых волокон для мешков и канатов) лучше растут, когда поражены вирусом, чем в здоровом состоянии. Этому явлению еще нет объяснения. Данный пример свидетельствует о сложной природе взаимодействия между вирусом и растением, но логично предположить, что в будущем подобные случаи будут выгодно использованы в экономическом отношении.

Вирусы растений, как правило, содержат РНК, за исклю-

чением каулимовирусов и геминивирусов (см. с. 179). В большинстве случаев капсид вирусов растений состоит из одного типа белка (комовирусов — из двух). Наиболее характерной особенностью РНК-содержащих вирусов растений можно считать часто фрагментированный геном. Препараты некоторых вирусов содержат несколько идентичных внешне типов вирусных частиц. Каждая частица имеет свой фрагмент РНК. Геном многих вирусов представлен двумя — четырьмя фрагментами РНК различного размера, каждый из которых заключен в отдельный капсид, так что вирусные частицы могут быть гетерогенными по форме и плотности. Пути взаимодействия фрагментов РНК, обеспечивающие инфекционность, неодинаковы у различных групп вирусов. У плюс-нитевых РНК-содержащих вирусов репликация происходит в два этапа: сначала на матрице исходной РНК образуется минус-нить; а затем на вновь образованной матрице синтезируется плюс-нить (мРНК).

ВИРОИДЫ И ДРУГИЕ ИНФЕКЦИОННЫЕ ЧАСТИЦЫ

Известно несколько молекулярных патогенов, подобных вирусам и, по-видимому произошедших из генома бактерий и эукариот. Особое значение среди них имеют вириоды, которые, несмотря на свое название, резко отличаются от вирусов.

Вириоды — это мельчайшие из известных возбудителей болезней; они много меньше самых малых вирусных геномов и лишены белковой оболочки. Известны только вириоды растений; они состоят из однополовой молекулы РНК, которая автономно реплицируется в зараженных клетках. Вириоды были идентифицированы как возбудители опасных болезней. Один из них стал причиной гибели миллионов кокосовых пальм на Филиппинах за последние пятьдесят лет, другой нанес урон промышленному разведению хризантем в США в начале 1950-х гг.

Первый вириод — веретеновидности клубней картофеля, или PSTV — был идентифицирован Теодором Дайнером из Сельскохозяйственного департамента США в 1971 г. (рис. 12-10). Клубни картофеля, зараженные PSTV, имеют удлиненную и искривленную форму; иногда на них появляются глубокие трещины. PSTV — это самый крупный вириод из

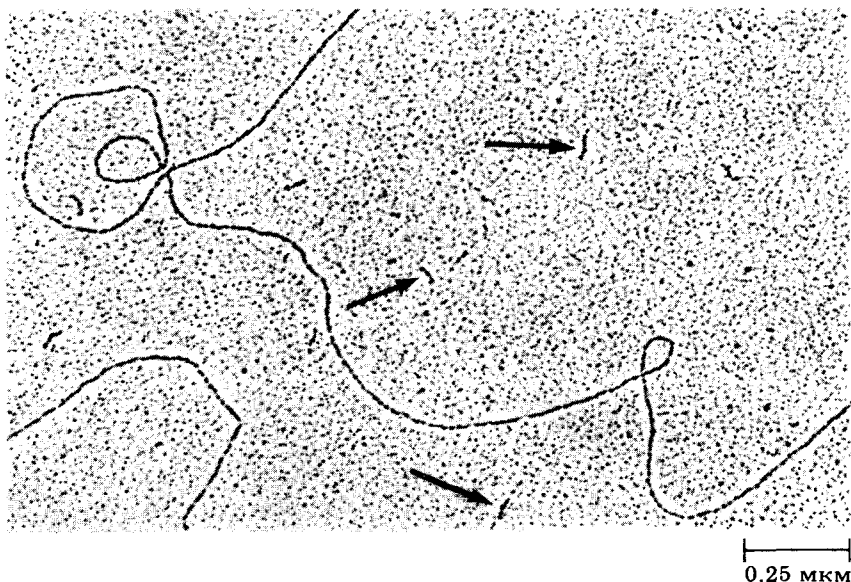


Рис. 12-10. Электронная микрофотография вириода (отмечен стрелками), вызывающего веретеновидность клубней картофеля, и одноцепочечной ДНК бактериофага. Можно видеть, насколько отличаются по размерам вириод и вирусная ДНК

ныне известных; его РНК состоит из 359 оснований и имеет либо форму замкнутого кольца, либо структуру типа шпильки. В обоих случаях комплементарные пары оснований соединены водородными связями, образуя двунитевую РНК, подобную ДНК. Под электронным микроскопом обе формы PSTV выглядят палочковидными; длина их — 50 нм. Хотя это самый крупный вирион, размер его составляет всего одну десятую часть генома мельчайшего вируса. Вирионы обнаружены только в ядрах инфицированных клеток; они реплицируются подобно вирусам, т. е. синтезируя комплементарную цепь, которая функционирует как матрица. При этом вирионы используют ферментные системы клетки-хозяина.

Поскольку вирионы локализованы в ядре и, вероятно, не могут работать как мРНК, предполагают, что они вызывают заболевания, вмешиваясь в процессы регуляции работы генов клетки-хозяина. Некоторые белки в инфицированных клетках растений присутствуют в больших количествах, чем в здоровых. Хотя нуклеотидные последовательности, комплементарные PSTV, не обнаружены в здоровых растениях, предполагают, что PSTV мог произойти в результате изменений генома некоторых видов картофеля — его основного хозяина.

В живых организмах встречаются и другие молекулярные патогены, не относящиеся к вирионам. Существование структур, подобных вирионам, но построенных из ДНК, предполагается и у животных; они называются «субвирусными частицами». Удивительно, что некоторые фрагменты белков способны контролировать свое воспроизведение в клетках животных без участия нуклеиновых кислот, такие частицы называют «прионами».

ВИРУСЫ И РАК

Вирусы вызывают рак у многих групп животных; ретровирусы, относящиеся к группе оболочечных плюс-нитевых РНК-содержащих вирусов, в последнее время стали предметом интенсивного изучения как его возможные этиологические агенты. Эти вирусы имеют фермент — обратную транскриптазу, которая синтезирует комплементарную ДНК на РНК вируса. Затем двухцепочечный фрагмент ДНК встраивается в хромосому клетки-хозяина, вызывая злокачественные опухоли или лейкемии у млекопитающих, птиц и рептилий.

Изучая вирус саркомы Рауса (ретровируса, вызывающего опухоли цыплят), ученые обнаружили *онкогены*, или «вызывающие рак» гены, которые, вмешиваясь в регуляцию жизнедеятельности клетки, вызывают рак. Онкогены присутствуют и в здоровых клетках человека и животных, но, изменяясь под действием мутагенных веществ (например, содержащихся в сигаретном дыме или других канцерогенов), приводят к образованию злокачественных опухолей. Поступают многочисленные данные, что для развития заболевания необходим не один, а несколько мутантных онкогенов.

Помимо ретровирусов существует группа ДНК-содержащих герпесвирусов (вирусы Эпштейна — Барр), вызывающих два типа рака у человека. Эти же вирусы являются причиной инфекционного мононуклеоза. Они могут сохраняться в клетках, не размножаясь и не приводя к появлению симптомов заболевания.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИРУСОВ

Из-за относительной простоты структуры можно ошибочно предположить, что вирусы произошли от первых самовос-

производящихся структур, от которых ведут свое начало первые клетки. Ясно, что это не так, поскольку вирусы существуют только благодаря своей уникальной способности размножаться внутри клетки-хозяина. Они конкурируют с нуклеиновыми кислотами зараженных клеток, направляя их генетическую и метаболическую активность на образование новых вирусных частиц. Вирусы должны были возникнуть только после клеток, когда уже образовался и стабилизировался генетический код.

В значительной степени вирусы подобны бактериальным хромосомам или плазмидам (двухцепочечные ДНК-содержащие вирусы), или молекулам мРНК (одно или двухцепочечные РНК-содержащие вирусы), упакованным в белковую оболочку. Явление трансформации, которое обсуждалось ранее, позволяет сформулировать возможную гипотезу происхождения вирусов. Фрагменты ДНК или РНК случайно, тем или иным способом, проникают в клетки, где могут повлиять на генетические процессы. Размножаясь и переходя от одной клетки к другой, эти фрагменты продолжают свое существование. Одеваясь защитной белковой оболочкой, они становятся вирусами. Полагают, что самые крупные и сложноорганизованные поксвирусы произошли от бактерий.

Возможно, что вирусы возникли независимыми путями около 3 млрд. лет назад. Более того, недавно проведенные исследования показывают, что существующие вирусы могут проявлять удивительно быструю реакцию на давление сильного отбора. Весьма вероятно, что новые типы вирусов образуются и в настоящее время из генома бактерий и эукариот.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Геномная ДНК или РНК вирусов снаружи окружена белковой оболочкой, или капсидом, а иногда липидсодержащей оболочкой с шипами, образованными гликопротеинами и липидами. Вирусы не могут размножаться вне живых клеток, и потому они являются внутриклеточными паразитами.

Вирусы вызывают большое число инфекций человека и животных, например свинку, корь, грипп, герпес, а также многие болезни растений. Наиболее распространенные из них — некрозы, характеризующиеся появлением мертвых тканей, и мозаичные болезни, при которых на растениях образуются пятна или светлоокрашенные полосы. Бактериофаги, или просто фаги, — это вирусы, поражающие бактерии. Фаги и вирусы постоянно используются в молекулярной биологии.

Размеры вирусов колеблются от 17 до 300 нм и сравнимы с размерами макромолекул. Многие вирусы имеют сферическую форму с икосаэдрическим типом симметрии, другие — палочковидную форму со спиральным типом симметрии. Размножаясь в клетке-хозяине, вирусы используют ферментативные системы клетки и иногда лизируют ее; в другом случае они встраиваются в клеточные хромосомы и существуют в интегрированном состоянии.

Вирусная РНК может быть плюс-нитевой (т. е. выполнять функции мРНК) или минус-нитевой, на которой в зараженной клетке синтезируется комплементарная цепь-матрица для образования вирусспецифических мРНК. Вирусные ДНК конкурируют с ДНК клетки-хозяина. Ретровирусы обладают уникальным ферментом — обратной транскриптазой, синтезирующей ДНК на матрице РНК; образующаяся двухцепочечная ДНК может встраиваться в ДНК клетки-хозяина. Во многих случаях ретровирусы могут вызывать

рак; изучая ретровирусы, мы узнали об онкогенах и механизмах их действия.

Полагают, что вирусы произошли из генома бактерий и эукариот в результате высвобождения из генома свободных фрагментов, которые приобрели способность синтезировать защитную белковую оболочку и реплицироваться внутри клеток. Вполне возможно, что в прошлом возникновение вирусов происходило неоднократно; новые виды, вероятно, и в настоящее время появляются из генома бактерий и эукариот.

Вироиды вызывают целый ряд заболеваний растений, они состоят из небольших молекул РНК и отличаются от вирусов тем, что лишены белковой оболочки. Полагают, что вироиды вмешиваются в процессы регуляции генов в инфицированных клетках.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Brock Thomas D., David W. Smith Michael T. Madigan: Biology of Microorganisms, 4th ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1984.

Прекрасный учебник по морфологии, биохимии и экологической роли бактерий, вирусов и эукариот.

Diener T. O.: «The Viroid — A Subviral Pathogen», American Scientist, 71 (1983): 481—489.

Блестящий обзор свойств этих удивительных частиц РНК.

Dickinson C. H., J. A. Lucas: Plant Pathology and Plant Pathogens, Halsted Press, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1977.

Хорошо написанное введение в фитопатологию, проблему, имеющую огромное экономическое значение.

Fraenkel-Conrat H., P. C. Kimball: Virology, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1982.

Замечательный обзор всех аспектов вирусологии.

Gibbs A. J., B. D. Harrison: Plant Virology: The Principles, Halsted Press, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1979.

Полезный исчерпывающий обзор природы взаимодействий растение—вирус; хорошо иллюстрирован.

Matthews R. E. F.: Plant Virology, 2nd ed., Academic Press, New York, 1981.

Наиболее понятный общий учебник для широкого круга читателей.

Mayo M. A., K. A. Harrap: Vectors in Virus Biology, Academic Press, London, 1984.

Отчет о симпозиуме, где обсуждались аспекты различных взаимодействий вирус—вектор; приводятся примеры из вирусологии растений и животных.

Tortora G. J., B. R. Funke, Christine L. Case: Microbiology: An Introduction, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1982.

Хорошо составленный, легко читаемый учебник, касающийся всех аспектов биологии бактерий, вирусов и микроскопических эукариот.



Рис. 13-1. Мицелий базидиомицета на поваленном стволе дерева. Деятельность грибов и бактерий обеспечивает круговорот в экосистеме веществ, входящих в состав организмов

Грибы отличаются от водорослей, мхов и сосудистых растений не меньше, чем от животных. Мы описываем их здесь скорее по традиции. Впрочем, одно свойство у грибов общее с растениями, но не встречается в остальных группах эукариот; это нитевидная или удлинённая форма многоклеточного роста (лишь немногие грибы — дрожжи — одноклеточны). Грибы не образуют подвижных клеток ни на одной из стадий своего жизненного цикла; прямой эволюционной связи с растениями у них нет. Две эти группы возникли независимо от двух различных форм одноклеточных эукариот, поэтому можно говорить об особом царстве грибов.

Грибы вместе с гетеротрофными бактериями и некоторыми другими группами гетеротрофов выполняют в биосфере роль редуцентов (рис. 13-1). Их деятельность так же необходима для существования нынешнего мира, как и активность видов-продуцентов. В процессе разложения в атмосферу выделяется углекислый газ, а азотные и другие соединения возвращаются в почву, где они снова могут быть использованы растениями и животными. Таким образом поддерживается круговорот веществ в природе. Установлено, что верхние 20 см плодородной почвы в среднем содержат 5 т грибов и бактерий на гектар.

Как редуценты грибы часто наносят прямой ущерб человеку. Они не отличают гнилых, упавших на землю деревьев от деревянных заборов, активно поражая и то и другое. Обладая мощным арсеналом ферментов, разрушающих органические вещества, грибы часто могут причинять беспокойство, а иногда и приводить к крупным разрушениям (рис. 13-2). Особенно это заметно в тропиках, где тепло и высокая влажность способствуют их бурному росту. Установлено, что во время второй мировой войны менее 50% военных грузов, направленных в такие районы, прибывало туда пригодными к употреблению. Грибы портят ткань, краску, картон, кожу, воск, реактивное топливо, изоляцию кабелей и проводов, фотопленку и даже линзы оптических приборов — почти все известные вещества. Даже в умеренных областях они являются бичом производства и сбыта пищевых продуктов, так как растут на хлебе, фруктах, овощах, мясе и т. д., снижая их питательную ценность и вкусовые качества. Они также образуют яды, некоторые из которых (афлатоксины) — сильные канцерогены, действующие даже при концентрациях порядка десятимиллионных долей процента.



А



Б

Вред, наносимый грибами торговле, возрастает в связи с их способностью обитать в очень широком диапазоне условий. Так, некоторые штаммы *Cladosporium herbarum*, поражающие мясо в холодильниках, могут расти при -6°C . В то же время для одного из видов *Chaetomium* оптимальная температура роста 50°C , а иногда он растет и при 60°C .

Однако некоторые свойства грибов полезны для человека. Многие их виды, особенно дрожжи, способны синтезировать спирт и углекислоту, что используется в хлебопечении. Применение грибов в промышленности все возрастает (рис. 13-3). Некоторые их виды — ценный источник антибиотиков, включая такое широко известное лекарство, как пенициллин.

Яркий пример потенциальных возможностей грибов как источников неизвестных соединений — циклоспорин, новое удивительное вещество, выделенное из почвенного гриба. Впервые оно было получено в промышленных масштабах в 1979 г. швейцарской фирмой «Сандоз». Эта циклическая молекула состоит из 13 различных аминокислот, одна из которых обнаружена здесь впервые. Циклоспорин подавляет иммунные реакции, возникающие при трансплантациях органов, не имея нежелательных свойств других лекарственных средств, используемых для этих целей (они убивают клетки костного мозга — источник всех форменных элементов крови, что чревато лейкемией). Открытие этого замечательного препарата сделало возможным пересадку сердца и других органов в начале 80-х гг.

Характер взаимоотношений грибов и других организмов чрезвычайно разнообразен. Например, около 80% всех сосудистых растений связаны с ними своей корневой системой. Эта связь, называемая микоризой, играет ключевую роль в питании и распространении растений (см. с. 206). Другой пример — лишайники (см. с. 194), симбиоз грибов с водорослями или цианобактериями; лишайники заселяют наименее пригодные для жизни местообитания. Многие грибы предпочитают поражать живые, а не мертвые организмы, делая иногда это необычным образом (см. «Хищные грибы», с. 211). Они являются наиболее распространенными фитопатогенами; около 5000 их видов поражают экономически важные сельскохозяйственные культуры, а также многие дикорастущие растения. Некоторые грибы повреждают живые деревья, нанося значительный ущерб лесонасаждениям во всем мире, другие вызывают серьезные заболевания человека и домашних животных.

Рис. 13-2. А. Обычная плесень *Aspergillus* на землянике. Б. *Aspergillus* вместе с другими грибами и бактериями будет разрушать этот пень, пока он не сравняется с почвой

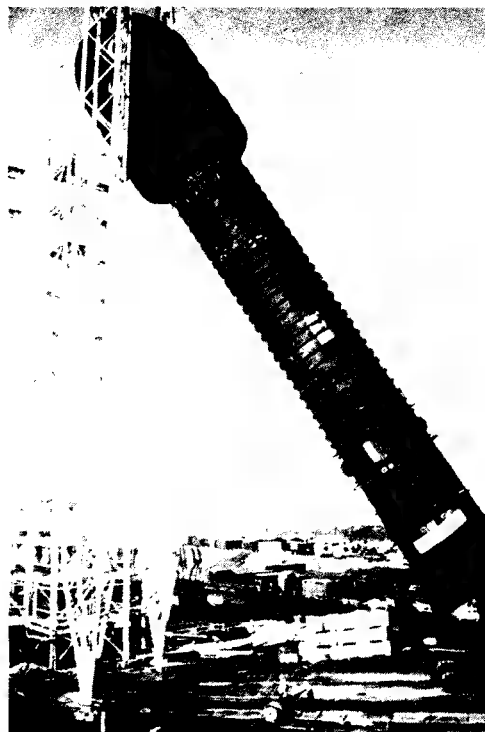


Рис. 13-3. Этот громадный ферментер высотой около 30 м используется в Англии фирмой «Imperial Chemical Industries» для производства дрожжей, продаваемых вместо соевого экстракта как богатый белком корм

В настоящее время описано около 100 000 различных видов грибов; предполагают, что предстоит описать еще 200 000. Возможно, это число соответствует числу видов растений, хотя гораздо меньше грибов получили свое научное название.

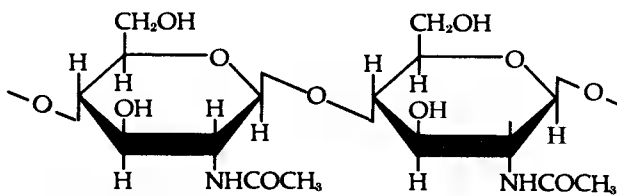
Традиционно к грибам относили и гетеротрофных протистов, рассматриваемых в гл. 14. Однако доказательств прямой связи между ними мало, и эти группы обсуждаются нами по отдельности. Практически ни одну из известных групп протистов нельзя считать предком грибов, хотя других предков у них быть не может.

БИОЛОГИЯ ГРИБОВ

Грибы обитают главным образом на суше. Среди них бывают одноклеточные формы, но большинство имеет нитевидное тело, а структуры, подобные шляпочным грибам, состоят из множества плотно упакованных нитей (рис. 13-4). Грибные нити называют *гифами*, а их совокупность — *мицелием* (см. рис. 13-1). Гифы растут только верхней частью, но синтез белков идет по всей длине мицелия, а затем они транспортируются в зону роста течением цитоплазмы, особенно хорошо развитым у грибов (рис. 13-4). Отдельный гриб может за 24 ч образовать мицелий длиной более километра. Термины «мицелий» и «микология», т. е. наука о грибах, произошли от греческого слова *myketos* — «гриб».

Клеточные оболочки растений и многих протистов представлены «каркасом» из целлюлозных микрофибрилл, погруженным в матрикс из молекул гемицеллюлоз и пектиновых веществ. Оболочка грибов образована в основном другим полисахаридом *хитином*, входящим также в состав наружного скелета членистоногих, т. е. насекомых, паукообразных и ракообразных (рис. 13-5). Это вещество устойчивее к микробному разложению, чем целлюлоза.

Быстрый рост и нитчатое строение грибов обуславливают особый тип их взаимоотношений с окружающей сре-



Хитин

Рис. 13-5. Структура хитина, состоящего из звеньев *N*-ацетилглюкозамина, соединенных β -1,4-связью. Поскольку аналогичная связь известна в целлюлозе и в клеточных стенках бактерий, предполагают, что она обеспечивает особую прочность полисахарида. Хитин характерен для клеточных оболочек многих грибов, а также образует наружный скелет членистоногих



Рис. 13-4. Шляпочный гриб (на снимке — в секвойевом лесу центральной Калифорнии) состоит из плотно упакованных гиф, совокупность которых называется мицелием. Такие грибы размножаются спорами, образующимися на особых структурах, выступающих пластинки нижней стороны шляпки



Рис. 13-6. Гаустория ржавчинного гриба *Melampsora lini* в клетке листа льна *Linum usitatissimum*

дой, не встречающийся в других группах организмов. Отношение поверхности к объему у грибов очень велико, т. е. они контактируют с внешним миром почти так же тесно, как бактерии. За некоторыми исключениями, все участки мицелия удалены от окружающей среды не более чем на несколько микрометров, отделяясь от нее лишь тонкой клеточной оболочкой и плазматической мембраной. Своим протяженным мицелием гриб может оказать сильное влияние на среду, например связывая частицы почвы. Часто гифы, даже растущие из разных спор, сливаются, и образуемая ими сеть еще более усложняется.

Такой тесный контакт между грибами и средой связан с тем, что все их части метаболически активны и слои отмерших клеток, как, например, в древесине у растений, отсутствуют. Ферменты и другие вещества, выделяемые грибами, мгновенно воздействуют на их окружение, что важно для жизни самого гриба.

Все грибы гетеротрофы и являются *сапробионтами* (т. е. обитают на мертвом органическом веществе) или *паразитами* (т. е. питаются другими организмами). В любом случае пища абсорбируется после частичного ее переваривания ферментами, выделяемыми клетками гриба наружу. Некоторые грибы, в частности дрожжи, получают энергию в процессе брожения, например образуя этиловый спирт из глюкозы. Основной запасной полисахарид некоторых грибов — гликоген (как у животных и бактерий), у других главные запасные вещества — липиды.

Грибы-сапробионты иногда прикрепляются к субстрату специализированными гифами — *ризоидами*. Паразитические формы часто образуют особые гифы, называемые *гаусториями*, высасывающие пищу прямо из клеток других организмов (рис. 13-6).

Все грибы имеют клеточные оболочки, могут образовывать различного типа споры, неспособны в течение жизненного цикла к передвижению, а их клетки лишены ресничек или жгутиков. Споры грибов обычно разносятся ветром.

ЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ

Первые грибы, вероятно, были одноклеточными эукариотами, аналогов которых не сохранилось. От этих организмов произошли *ценоцитные* грибы с многоядерной цитоплазмой («ценоцитный» означает «заключенный в общий сосуд», т. е. не разделенный внутри клеточными стенками). Сейчас такие грибы, обычно называемые зигомицетами, относятся систематиками к отделу Zygomycota.

У представителей отделов Ascomycota (аскомицеты) и Basidiomycota (базидиомицеты) мицелий разделен поперечными клеточными стенками — септами — с отверстиями, или порами (рис. 13-7). У некоторых грибов цитоплазма и ее содержимое довольно свободно перетекают вдоль всей гифы. Родственные связи между тремя отделами грибов установить трудно, причем доказательств близости зигомицетов с другими двумя группами нет. Когда-то считалось, что базидиомицеты произошли от аскомицетов, но сейчас предполагается обратное; ясно одно — эти две группы тесно связаны.

Древнейшие напоминающие грибы ископаемые известны из слоев возрастом 900 млн. лет, но точно говорить о принадлежности к этому царству можно, только начиная с ордовикских (450—500 млн. лет назад) находок (см. Приложение Б в конце книги). Ценоцитные грибы, по-видимому зигомицеты, были связаны с подземными органами древнейших сосудистых растений уже в силурийское время (около 400 млн. лет



Рис. 13-7. Электронная микрофотография септы аскомицета *Fusarium assimipatit*. Крупные структуры — митохондрии, а мелкие темные — рибосомы. Срез проходит через центральную пору септы на завершающей стадии ее образования

назад). Не исключено, что грибы — одни из первых эукариот, но их ранняя история практически не известна. Три современных отдела существовали к концу каменноугольного периода (примерно 300 млн. лет назад). По-видимому, первые ископаемые базидиомицеты намного древнее аскомицетов, что является дополнительным аргументом в пользу происхождения от них последних. Как уже говорилось, подавляющее большинство грибов обитает на суше, заселение которой растениями и животными, начавшееся 410 млн. лет назад, стало событием, обусловившим основное эволюционное разнообразие. Более древние грибы, очевидно, были пресноводными или морскими организмами, и их ископаемые формы трудно выявить на основе современных знаний.

РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

Репродуктивные структуры грибов отделены от гифов сплошными септами и называются *гаметангиями*, если образуют гаметы, и *спорангиями* (у зигомицетов) или *конидиеносцами* (у аскомицетов и базидиомицетов), если образуют вегетативные споры. Гаметы не отличаются между собой размерами, т. е. грибы *изогамны*. Мейоз у всех грибов происходит сразу после образования зиготы, иными словами, является зиготическим (см. рис. 10-11).

Для грибов характерно размножение неподвижными спорами. Некоторые из этих спор очень малы и могут переноситься на большую высоту и на огромные расстояния, что, вероятно, обеспечивает широкое распространение многих грибов. Споры ряда видов распространяются, пристав к телу насекомых или других животных. Ими образованы яркие порошкообразные налеты, часто заметные на различных

типах плесени (см. рис. 13-17). У нескольких видов споры с силой «выстреливаются» в воздух (см. Приложение «Фото-таксис у грибов»).

Митоз и мейоз

У грибов много биологических особенностей, понимание которых еще только начинается. Одним из любопытнейших процессов является деление их ядра. У грибов митоз и мейоз протекают иначе, чем у растений, животных и большинства протистов. Ядерная оболочка не исчезает и не появляется заново, а лишь перетягивается между двумя дочерними ядрами, и внутри нее образуется аппарат веретена. Центриоли у грибов отсутствуют. Этот уникальный набор признаков говорит об отсутствии прямого родства грибов с другими ныне живущими эукариотами и оправдывает выделение их в отдельное царство.

Гетерокариоз и парасексуальность

Гетерокариоз

Среди генетических отличий грибов от других групп организмов особое место занимает *гетерокариоз*, открытый в 1912 г. микологом Г. Бургеффом. Штамм гриба является гетерокариотическим, если ядра, находящиеся в общей цитоплазме, генетически различны в результате мутации или слияния генетически различных гиф, что широко распространено в природе. Если ядра генетически сходны, то штамм *гомокариотический*.

Гетерокариоз играет важную роль в генетике и эволюции грибов. Если генетически различные ядра гетерокариотичес-

ких форм попадут в цитоплазму разных гиф, эти гифы могут стать разными по фенотипу. Таким образом, даже в присутствии всего двух типов ядер один мицелий может дать три разных фенотипа (один исходный с обоими типами ядер) в зависимости от типа или типов ядер, получаемых образующимися гифами.

Гетерокариоз отчасти аналогичен диплоидности других организмов, поскольку морфологические и физиологические характеристики гетерокариотических организмов определяются взаимодействием генетически различных ядер. Рецессивные мутации могут накапливаться в некоторых ядерных линиях, маскируясь действием аллельных или иных генов из других ядер. Поскольку многие ядерные линии не способны существовать или успешно конкурировать с другими в гомокариотическом состоянии, гетерокариотическим штаммам благоприятствует естественный отбор (рис. 13-8).

Парасексуальность

Парасексуальный цикл у грибов был открыт в 1952 г. двумя исследователями в Университете Глазго. Работая с *Aspergillus nidulans*, Дж. Понтекорво и Дж. Ропер обнаружили, что гаплоидные ядра могут сливаться в гетерокариотическом мицелии, образуя диплоидные, некоторые из которых являются при этом гетерозиготными (т. е. возникают из генетически различных ядер). Считается, что у *A. nidulans* на 1000 гаплоидных одно диплоидное гетерозиготное ядро.

В диплоидном ядре хромосомы могут ассоциировать между собой с прохождением кроссинговера. Иногда после этого вновь возникают гаплоидные ядра, генетически отличные от исходных. Эти новые гаплоидные ядра потом опять могут участвовать в гетерокариотических комбинациях.

Недавно было показано, что такие парасексуальные циклы, генетический эффект которых аналогичен результату истинного полового цикла, но ход иной, существуют у нескольких групп грибов. Их роль в природе еще не оценена до конца. Вероятно, парасексуальный цикл — гибкая и широко распространенная система генетического изменения грибов, вообще или почти не размножающихся половым путем.

ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ ГРИБОВ

Отдел Zygomycota

Большинство зигомицетов (всего описано около 600 видов) обитает в почве на разлагающихся остатках растений и животных, некоторые из них — паразиты растений, насекомых или небольших почвенных животных; ряд форм вызывает серьезные заболевания человека и домашних животных. Термин «зигомицеты» связан с основной особенностью этих грибов — образованием специфических половых структур, называемых *зигоспорангиями*, в результате слияния двух многоядерных гаметангиев (рис. 13-9). Внутри зигоспорангия гаметы (в данном случае просто ядра) сливаются в одно или более диплоидных ядер (зигот). Зигоспорангий иногда называют зигоспорой, однако мы предпочитаем этого не делать, так как иногда он содержит много таких ядер-зигот. Бесполое размножение с помощью спор, образуемых в одном или нескольких особых спорангиях на гифах, известно почти у всех зигомицетов. У большинства представителей этого отдела ценоцитные (многоядерные, не разделенные септами) мицелии, внутри которых часто заметно быстрое течение цитоплазмы.

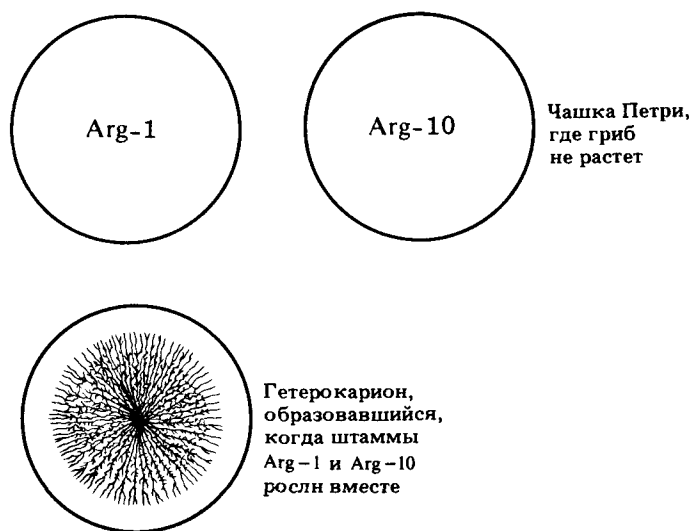


Рис. 13-8. *Arg-1* и *Arg-10* — мутантные штаммы *Neurospora*, каждому из которых не хватает специфического для него фермента, участвующего в синтезе аргинина. Ни один из этих штаммов не будет расти на минимальной питательной среде, однако образующийся из них гетерокарион к этому способен. Объединение генетической информации исходных мутантных ядер обеспечивает синтез недостающей аминокислоты

Рис. 13-9. Плесень *Rhizopus stolonifer* поселяется на поверхности влажных субстратов в воздушной среде. А.

Гаметангии — структуры, где образуются гаметы. Б. Зигоспорангий — покоящаяся стадия, связанная с половым

размножением (темная масса в центре). Содержит одну или несколько диплоидных зигот

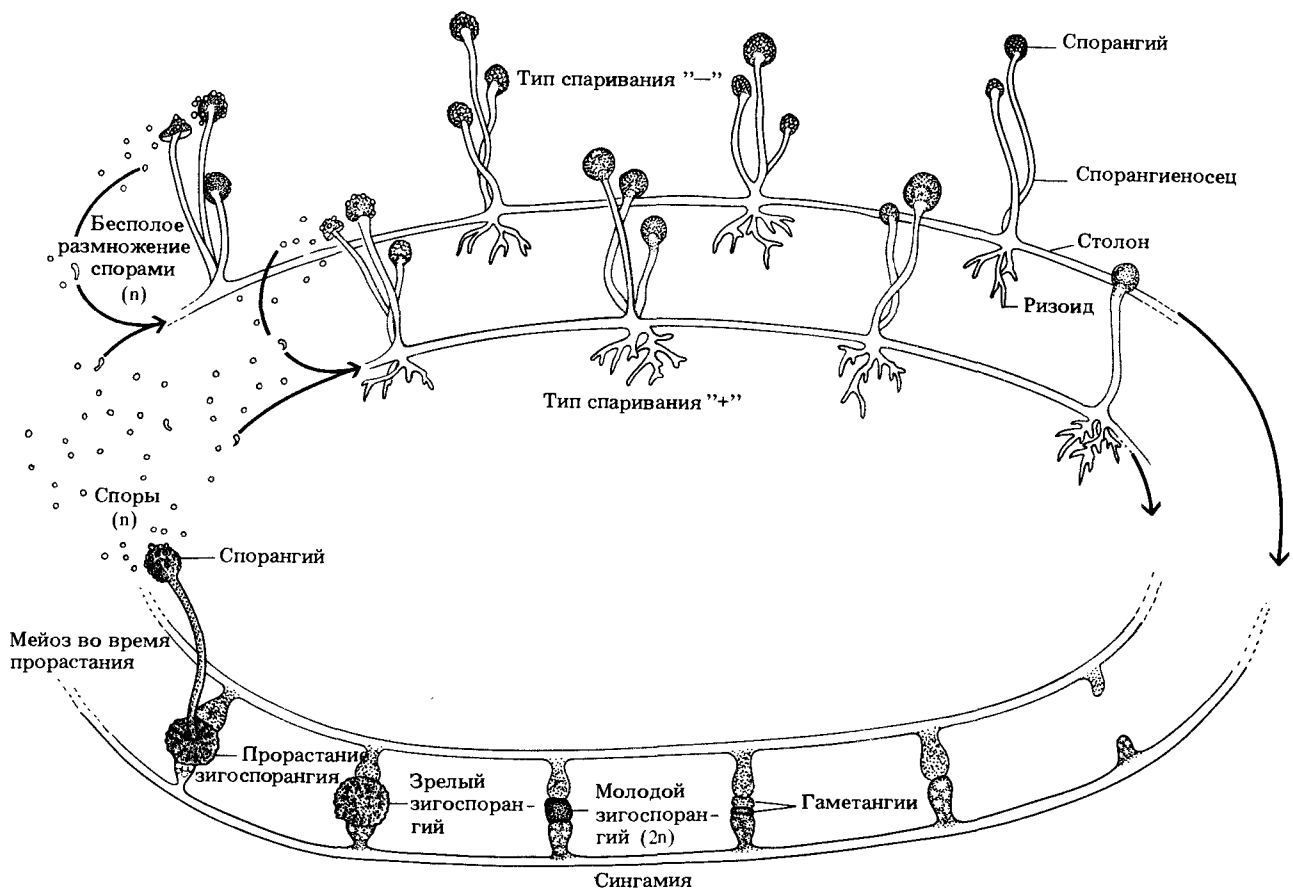
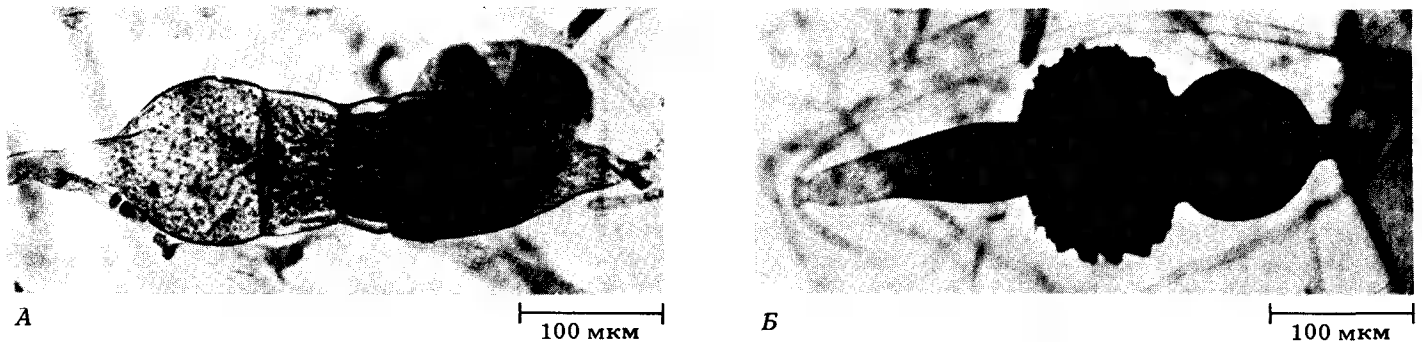


Рис. 13-10. У *Rhizopus stolonifer* в половом размножении участвуют только штаммы различных типов спаривания, обычно обозначаемых значками «-» или «+» (хотя такие штаммы внешне не отличаются, здесь они показаны двумя различными цветами). Когда два штамма тесно сближаются, образуются гормоны, вызывающие у верхушек гиф формирование особых выростов,

которые, вступая в контакт, превращаются в гаметангии и отделяются от остального мицелия септами (см. рис. 13-9, А). Клеточные стенки между двумя соприкасающимися гаметангиями растворяются, и два многоядерных протопласта объединяются. Плюс- и минус-ядра сливаются попарно, и образуется молодой зигоспорангий с несколькими диплоидными ядрами.

Затем он покрывается толстой шероховатой оболочкой черного цвета и остается в состоянии покоя, часто в течение нескольких месяцев. Мейоз происходит во время прорастания. Зигоспорангий вскрывается с образованием спорангия, сходного с возникающим при бесполом размножении, и жизненный цикл начинается заново

Один из наиболее распространенных зигомицетов — *Rhizopus stolonifer*, образующий похожую на вату черную плесень на поверхности влажной, богатой углеводами пищи или других аналогичных продуктов, оставленных на воздухе. Этот вид представляет серьезную угрозу для хранящихся овощей и фруктов, так как способен довольно быстро их испортить. Жизненный цикл *R. stolonifer* представлен на рис. 13-10. Мицелий образован тремя различными типами гаплоидных гиф. Основная их масса — быстро растущая ценоцитная. Эти гифы в основном находятся внутри субстрата, поглощая питательные вещества. От них отходят дуговидные гифы, называемые *столонами*, которые образуют ризоиды в местах контакта их верхушек с субстратом. Спорангии формируются на верхушках спорангиеносцев, в свою очередь возникающих в виде вертикальных ответвлений прямо над ризоидами. Спорангий сначала имеет вид вздутия с большим числом ядер внутри, затем отделяется от спорангиеносца септой, его цитоплазма фрагментируется по числу ядер, и вокруг каждой споры образуется клеточная оболочка. По мере созревания спорангии, чернеют, что обуславливает характерный цвет плесени. Каждая спора после рассеивания способна прорасти, образовав новый мицелий.

Одна из важнейших групп зигомицетов, включая род *Glo-tius* и несколько близких к нему форм, населяет корни растений, образуя микоризу, которая будет описана ниже.

Отдел Ascomycota

К аскомицетам относят около 30 тыс. видов, в том числе широко распространенных и экономически важных, в частности сизо-зеленые, красные и бурые плесени, вызывающие

порчу пищевых продуктов, включая оранжево-розовый грибок *Neurospora*, сыгравший важную роль в развитии современной генетики. Аскомицеты вызывают ряд серьезных заболеваний растений, например мучнистую росу (в основном на листьях), каштановую гниль (вызывается грибом *Endothia parasitica*, случайно завезенным в Америку из северного Китая), голландскую болезнь вяза (возбудитель *Ceratomyces ulmi*, гриб европейского происхождения). К этому же отделу относятся разнообразные дрожжи, съедобные сморчки и трюфели (рис. 13-11). В целом он изучен относительно слабо, и тысячи новых видов (в том числе, безусловно, экономически важных) ждут научного описания.

Признаки аскомицетов

Аскомицеты, за исключением одноклеточных дрожжей, имеют нитевидное тело. Их гифы, как правило, септированы, т. е. разделены поперечными перегородками, имеющими поры, через которые могут проходить цитоплазма и ядра. Клетки вегетативного мицелия могут быть одно- или многоядерными. Некоторые виды аскомицетов *гомоталломны* (способны к самооплодотворению, т. е. половому процессу в пределах одного штамма), другие — *гетероталломны* и требуют для полового размножения присутствия плюс- и минус-штаммов.

Большинство аскомицетов размножается бесполо, образуя особые споры *конидии* (от греческого слова, означающего «мелкая пыль»), обычно многоядерные и возникающие из клеток (рис. 13-12), которые отшнуровываются на верхушках модифицированных гиф, называемых *конидиеносцами*.

Половое размножение аскомицетов всегда включает образование *аска*, или сумки, с гаплоидными *аскоспорами*.



А

Рис. 13-11. Аскомицеты. А. Сморчок *Morchella esculenta*, один из наиболее популярных съедобных грибов. Грибники начинают искать его весной, когда дубовые листочки становятся «размером с мышьеуху». В 1983 г. сморчки впервые получены в культуре, но в рыночных масштабах их пока еще не выращивают. Б. *Sarcoscypha coccinea*,



Б

красивый гриб с открытым аскокарпом (апотецием). В. Высокоценный съедобный аскокарп черного трюфеля (*Tuber melanosporum*). У трюфелей спорообразующие структуры формируются в почве и остаются в закрытом виде, высвобождая аскоспоры только после гниения аскокарпа или его разрушения



В

роющими животными. Трюфели образуют микоризу (в основном с дубами). Их разыскивают с помощью специально тренированных собак или свиней, а недавно в небольших количествах начали разводить на продажу, инокулируя корни всходов соответствующего растения спорами гриба

Рис. 13-12. Конидии — типичные споры, образующиеся при бесполом размножении аскомицетов. На этой электронной микрофотографии представлены стадии образования конидий у гриба *Notigaea gileyi* на гусенице совки. А. Фотография в сканирующем электронном микроскопе различных стадий развития конидий. Б. Фотография конидий в электронном просвечивающем микроскопе. У этого вида образование конидий происходит от верхушки к основанию



А



Б

Рис. 13-13. А. Электронная микрофотография асков *Ascodesmus nigricans* с созревающими аскоспорами. Б. Аскокарп *Erysiphe aggregata* с закрытыми асками и аскоспорами. Этот полностью замкнутый тип аскокарпа называется клейстотецием. В. Аскокарп *Chaetotium erraticum* с закрытыми асками и аскоспорами. Заметна маленькая пора на верхушке. Такая разновидность аскокарпов с небольшим отверстием называется перитецием



А

10 мкм



Б

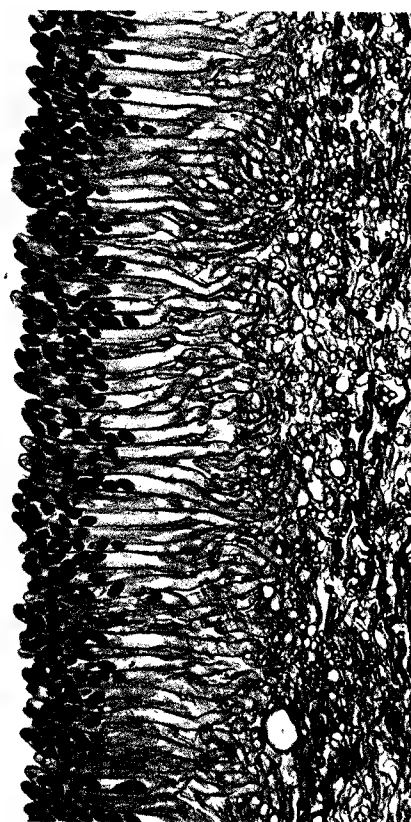
50 мкм



В

50 мкм

Рис. 13-14. Срез через гимениальный слой у сморчка (*Morchella*); видны аски с аскоспорами

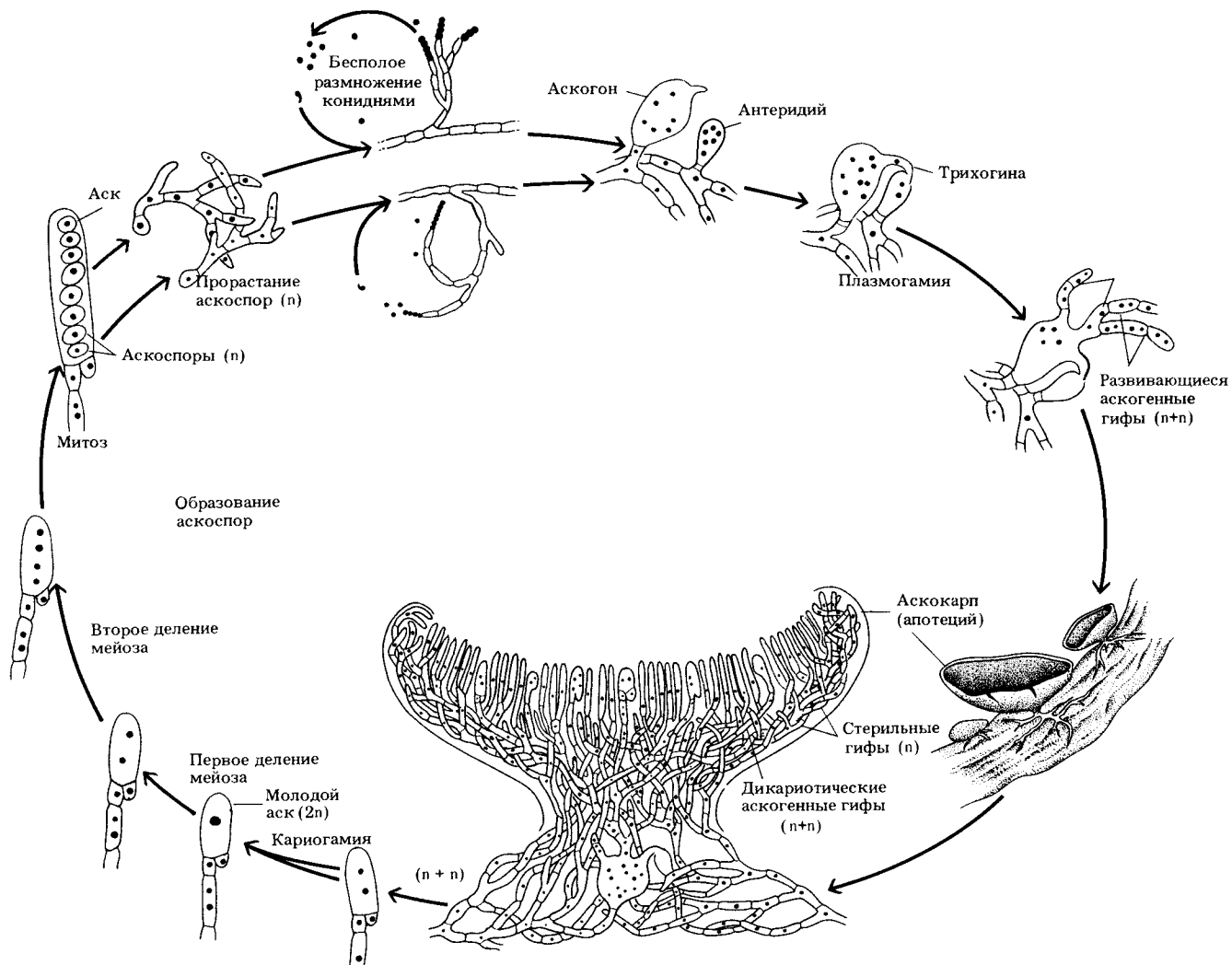


100 мкм

Рис. 13-15. Типичный жизненный цикл аскомицета. Бесполое размножение связано с образованием особых, обычно

многоядерных спор, называемых конидиями. Половой процесс включает формирование асков и аскоспор, возникающих

в результате мейоза, который происходит в аске сразу же после кариогамии



Эти образования отличают аскомицеты от всех прочих грибов (рис. 13-13). Аски формируются обычно внутри сложной структуры из плотно переплетенных гиф, *аскокарпа*, во многих случаях макроскопических размеров. Аскокарп может быть открытым в виде чаши (апотеций, рис. 13-11,Б), замкнутым и округленным (клейстотеций, рис. 13-13,Б), колбообразным, с мелкой порой для выхода аскоспоры (перитеций, рис. 13-13,В). Аски обычно развиваются на внутренней поверхности аскокарпа, и их слой называется *гимением*, или гимениальным (рис. 13-14).

На рис. 13-15 показан характерный для аскомицета жизненный цикл. Образование мицелия начинается с прорастания аскоспоры; вскоре он уже формирует конидиеносцы. В течение сезона роста образуется огромное число конидий; именно они отвечают за расселение гриба.

Аски возникают на том же мицелии, что и конидии; этому предшествует формирование многоядерных гаметангиев — антеридия и аскогона. Мужские ядра антеридия проходят в аскогон через вырост последнего, *трихогину*. Таким образом, имеет место *плазмогамия* — слияние двух протопластов.

Мужские ядра в пределах общей цитоплазмы находят себе парные, генетически отличные женские ядра, не сливаясь с ними. Затем из аскогона начинают расти и удлиняться *аскогенные гифы*, куда по мере их развития мигрируют пары ядер, причем в этих гифах и аскогоне проходят синхронные митотические деления. Клеточное деление в развивающихся аскогенных гифах ведет к образованию *дикарионов*, т. е. клеток с двумя гаплоидными ядрами.

Аск сначала закладывается на верхушке развивающейся аскогенной гифы, состоящей из дикарионов. При этом одна из ее двуждерных клеток разрастается в форме крючка, и два ядра в ней делятся таким образом, что их веретена располагаются примерно вдоль оси гифы параллельно друг другу. Два дочерних ядра в верхушке гифы сближаются, еще одно оказывается у «острия» крючка, а оставшееся лежит около септы в его основании. Затем образуются две перегородки, делящие клетку-крючок на три клетки, средняя из которых и превращается в аск. Именно в ней происходит *кариогамия*: два ядра сливаются, образуя диплоидное ядро (зиготу), единственное в жизненном цикле аскомицетов (за исключением

парасексуального процесса). Вскоре после кариогамии «молодой» аск начинается удлиняться. Диплоидное ядро затем делится мейотически и обычно еще раз митотически. Если этот митоз происходит, зрелый аск содержит восемь спор, если митоз отсутствует — четыре. Образовавшиеся гаплоидные ядра с прилежащими участками цитоплазмы отделяются друг от друга, давая *аскоспоры*. У большинства аскомицетов зрелый аск разбухает и в конце концов лопается, выстреливая свои споры в воздух. Обычно они отлетают примерно на 2 см, но у некоторых видов дальность рассеивания достигает 30 см.

Одноклеточные аскомицеты: дрожжи

Дрожжи — в основном одноклеточные организмы, размножающиеся бесполо делением или почкованием (рис. 13-16, А), реже с помощью спор. Половой процесс представляет собой слияние двух клеток или аскоспор с образованием зиготы. Зигота может давать диплоидные почки или функционировать как аск, делясь мейотически и образуя четыре гаплоидных ядра. Затем может происходить митоз. Внутри зиготы (т. е. теперь уже аска) вокруг ядер формируются оболочки, и возникают четыре или восемь аскоспор, высвобождающихся при разрушении стенки аска (рис. 13-16, Б). Аскоспоры либо бесполо почкуются, либо сливаются с другими клетками, чтобы повторить половой процесс.

Дрожжи играют важную роль в жизни человека из-за своей способности сбраживать углеводы, расщепляя глюкозу с образованием этилового спирта и CO_2 . В результате они используются в виноделии (источник этанола), хлебопечении (источник CO_2) и пивоварении, где необходимы оба эти соединения. Многие полезные в хозяйстве штаммы дрожжей были получены путем отбора и скрещивания. Сейчас для их дальнейшего улучшения путем введения полезных генов из других организмов используются методы геной инженерии (см. гл. 30). В современном виноделии к относительно стерильному виноградному соку добавляют чистые штаммы дрожжей; раньше для получения вина применялись дикие штаммы, обитавшие на гроздьях (см. рис. 16-17). Иногда букет вина определяется непосредственно виноградом, но в большинстве случаев он зависит от использованного грибка. В пивоварении среда сначала стерилизуется нагреванием, а потом сбраживается чистой культурой дрожжей. Как правило, в производстве вина, сидра, саке и пива используются штаммы одного вида *Saccharomyces cerevisiae*, хотя находят применение и другие. Фактически только этот вид использу-

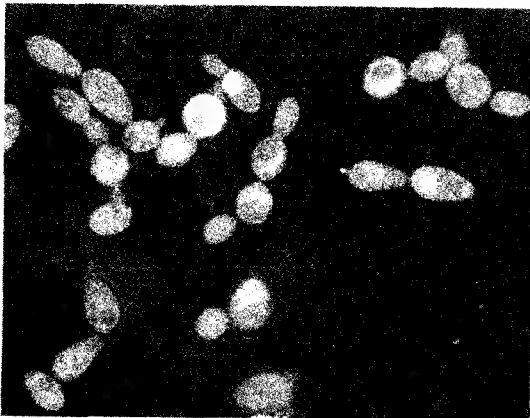
ется сейчас в хлебопечении (рис. 13-16, А). Некоторые дрожжи патогенны для человека, вызывая такие болезни, как молочница и криптококкоз.

Ряд видов, особенно *Saccharomyces cerevisiae*, — ценный объект генетических исследований. Как и бактерия *Escherichia coli*, этот вид стал излюбленным организмом для изучения метаболизма, генетики и развития, в данном случае у эукариотических клеток. Недавно ученые сумели даже синтезировать функциональную дрожжевую микрохромосому, передаваемую в ходе последовательных митотических циклов; такого еще не удавалось в случае других эукариот. Детальное изучение дрожжей при легкости экспериментирования с их генетическим материалом, несомненно, намного повысит значение этих организмов в промышленности будущего (см. рис. 13-3).

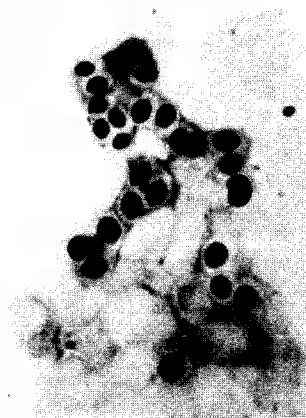
Большинство дрожжей — аскомицеты, однако несколько их родов относят к базидиомицетам, например *Cryptococcus*, вызывающий заболевание криптококкоз, а также некоторые непатогенные виды *Candida*. Упрощенная и обычно одноклеточная структура дрожжей — очевидно, результат эволюции более сложных мицелиарных грибов. Редукция исходного строения этих организмов зашла так далеко, что трудно определить родственные связи дрожжей с другими группами. Однако, насколько известно, все они произошли от многоклеточных предков, причем одноклеточные формы возникли у грибов не один раз даже среди аскомицетов. К дрожжам относят 39 родов и около 350 видов. Они распространены в самых разнообразных сухопутных и водных местобитаниях, где находят подходящий источник углерода.

Fungi imperfecti (несовершенные грибы)

Несовершенные грибы, или дейтеромицеты, включают около 25 000 описанных видов, для которых неизвестен половой процесс (рис. 13-17, 13-18), что объясняется их недостаточной изученностью или утратой полового размножения в процессе эволюции. Большинство таких «несовершенных» грибов — по сути дела аскомицеты, образующие только конидии, но некоторые по характерным септам и пряжкам можно отнести к базидиомицетам (см. рис. 13-29). Парасексуальные циклы, широко распространенные среди несовершенных грибов, поддерживая изменчивость, вероятно, частично компенсируют отсутствие у них полового процесса. В целом классификация здесь основана на способе образования конидий (рис. 13-12, 13-18). Несовершенные грибы — искусственная группа, объединяющая разнообразные орга-



А



Б

10 мкм

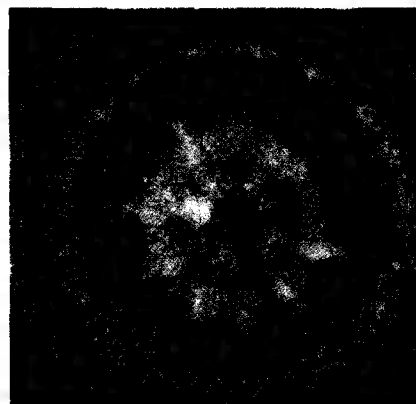
Рис. 13-16. Дрожжи. А. Почкование клеток пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*). Б. Аски с аскоспорами у *Schizosaccharomyces octosporus*

Рис. 13-17. *Penicillium* и *Aspergillus* — два широко распространенных рода несовершенных грибов. А. Культура *Penicillium notatum* — гриба, образующего пенициллин; видны различия в окраске растущей и спороносящей частей мицелия. Б.

Культура *Aspergillus fumigatus* — гриба, вызывающего заболевание дыхательных путей у человека. Хорошо заметен концентрический тип роста за счет последовательных «импульсов» спорообразования



А

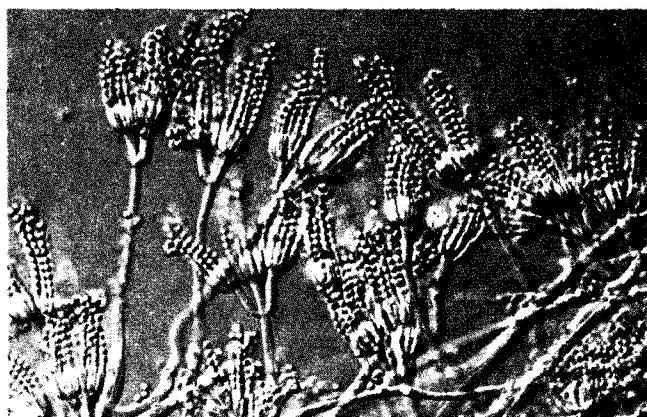


Б

низмы и сохраняемая в основном для удобства определения форм. Ее можно рассматривать как класс, не эквивалентный по своей сути другим классам грибов.

Многие из несовершенных грибов имеют большое экономическое значение. Например, некоторые представители рода *Penicillium* придают определенным сортам сыра вид, запах и вкус, высоко ценимые гурманами. Одна из таких плесений — *P. roquefortii* — впервые найдена в пещерах вблизи французской деревни Рокфор. Согласно легенде, крестьянский мальчик забыл свой завтрак — кусочек обычного свежего сыра — в одной из пещер, а вернувшись через несколько недель, нашел на его месте острый ароматный сыр с цветными разводами. Название «Рокфор» могут иметь только сыры, изготовленные в этом районе Франции. Другой вид этого рода — *P. camemberti* — придает специфические свойства сыру «Камамбер». На Востоке, сбраживая соевые бобы с *Aspergillus oryzae*, получают соевое тесто (мисо), сбраживая их со смесью *A. oryzae* и *A. soyaе* — соевый соус (сёю). При этом молочнокислые бактерии и дрожжи используются для придания окончательных свойств продукту (соевый творог, тофу, и темпе, сходная богатая белком пища в странах тропической Азии, приготавливаются путем сбраживания соевых бобов с зигомицетами родов *Mucor* и *Rhizopus* соответственно). *A. oryzae* важен также для первых этапов производства сакэ — традиционного в Японии алкогольного напитка; дрожжи *S. cerevisiae* используются на следующих стадиях этого процесса. В промышленности лимонную кислоту в больших количествах получают из колоний *Aspergillus*, выращенных в сильно кислой среде. Сейчас в Европе и США исследуют проблему обогащения белком кормов для скота путем сбраживания их с *A. oryzae*.

Антибиотики — особые вещества, синтезируемые несовершенными грибами, подавляют рост других организмов (например, бактерий) и применяются при лечении многих заболеваний человека. Первый антибиотик был открыт в 1928 г. Александром Флемингом, заметившим, что *Penicillium*, попавший в растущую на питательной агаровой среде культуру стафилококка, полностью подавил рост этой бактерии. Десять лет спустя Говард Флори и его коллеги из Оксфордского университета выделили чистый пенициллин, а позднее в США развернули широкомасштабное производство этого лекарственного препарата. Во время второй мировой войны спрос на него был так велик, что производство увеличилось с нескольких миллионов единиц в 1942 г. до 700 млрд. единиц в 1945 г. Пенициллин эффективен при лече-



А



Б

Рис. 13-18. Конидиеносцы несовершенных грибов используются в их классификации: ветвистые у *Penicillium* (А) и собранные в плотные пучки у *Aspergillus* (Б)

нии широкого спектра заболеваний, вызываемых грамположительными бактериями, включая пневмонию, скарлатину, сифилис, гонорею, дифтерит, ревматизм и многие др. Многие антибиотики, используемые как лекарства, несомненно, играют и важную экологическую роль в природе, позволяя синтезирующим их организмам побеждать в конкуренции с другими существами.

Далеко не все соединения, образуемые несовершенными грибами, полезны для человека. Например, афлатоксины, группа очень близких между собой вторичных метаболитов видов *Aspergillus flavus* и *A. parasiticus* — высокотоксичны и канцерогенны. Иногда эти грибы поселяются на пище при ее хранении, поэтому они постоянно находятся в центре внимания здравоохранения. Другая группа грибных ядов — трихотецены, образуемые некоторыми родами несовершенных грибов. Они подавляют синтез белка у эукариот.

Одна из групп несовершенных грибов — дерматофиты (от греческого слова *dermatos* — кожа и *phyton* — растение) — включает возбудителей стригущего лишая, эпидермофитии стопы и других кожных заболеваний. Эти болезни особенно распространены в тропиках. Патогенные стадии здесь соответствуют бесполому размножению, но большинство таких грибов сейчас отнесено к видам аскомицетов, хотя классификация продолжает основываться на их болезнетворных формах. Ступни поражаются в теплых и влажных условиях, но болезнь, как правило, быстро проходит, если человек меняет закрытые ботинки или туфли на сандалии и держит ноги сухими. Хотя обычно на 1 см² подошвы стопы обитает около 2 млн. бактерий, конкурирующих с дерматофитами за питательные вещества, грибы побеждают в борьбе с ними, так как прорастают прямо в клетки эпидермиса и отравляют бактерий выделяемыми антибиотиками. Грибы гораздо активнее используют кератин, прочный волокнистый белок, в который превращается содержимое эпидермальных клеток перед тем, как они слущиваются. Однако среди бактерий могут развиваться устойчивые штаммы, способные при активном размножении вызвать тяжелую инфекцию.

Во время второй мировой войны из южной части Тихого океана в связи с кожными заболеваниями эвакуировалось больше солдат, чем из-за ранений. Многие грибы — возбудители специфических инфекций; например, *Candida albicans*, дрожжеподобный при определенных условиях вид, вызывает молочницу и другие поражения слизистых оболочек. Споры грибов постоянно вдыхаются людьми, и некоторые из них являются причиной внутренних болезней, иногда очень тяжелых и даже смертельных, особенно если затрагиваются легкие.

В последние годы микозы распространились у людей значительно шире, чем прежде. Некоторые соединения, в частности циклопорин (см. с. 184), впервые полученный из несовершенного гриба *Tolypocladium inflatum*, сейчас обычно вводятся пациентам при трансплантациях для подавления нормальных иммунных реакций, грозящих отторжением пересаженных органов или тканей. Однако при этом усиливается восприимчивость к грибковым и другим заболеваниям. Некоторые химические вещества, например применяемые в случае острой лейкемии, также снижают устойчивость организма к грибковой инфекции. В результате внимание к проблеме ее профилактики и лечения постоянно возрастает.

Лишайники

Лишайники — это симбиотические ассоциации между аскомицетами и некоторыми родами зеленых водорослей или цианобактерий¹. Их автотрофные компоненты, поставляющие питательные вещества, защищены от экстремальных воздействий среды грибными симбионтами. В результате таких симбиотических взаимоотношений лишайники могут населять самые суровые для живого местообитания (рис. 13-19). В их составе обнаружено около 20 000 видов грибов различной морфологии, заметно отличающихся от примерно 30 000 видов других аскомицетов, и около 26 родов фотосинтезирующих организмов. Наиболее часто встречаются зеленые водоросли *Trebouxia*, *Pseudotreboouxia*, *Trentepohlia* и цианобактерия *Nostoc*, являющиеся автотрофными компонентами у примерно 90% всех видов лишайников.

Лишайники чрезвычайно широко распространены в природе; они обитают по всему миру — от аридных пустынь до Арктики: на голой почве, стволах деревьев, раскаляемых солнцем скалах, на заборах и обдуваемых ветрами альпийских пиках (рис. 13-20, 13-21, и 13-22). Некоторые из них настолько малы, что почти не видны невооруженным глазом, другие, например олений «мох», покрывают огромные площади ковром глубиной по щиколотку. Вид *Verrucaria serpuloides* постоянно погружен в морскую воду. Лишайники часто первыми поселяются на обнажающихся каменистых субстратах. В Антарктике их обитает более 350 видов (рис. 13-19) — и только два вида сосудистых растений; семь видов лишайников сейчас встречается на 86° ю. ш., т. е. около самого Южного полюса! Их почвообразовательная деятельность на голых скалах — первая стадия биологической сукцессии (см. гл. 31) в этих районах. Виды лишайников, у которых автотрофный симбионт представлен цианобактерией, имеют особое значение, так как способствуют связыванию N₂ в почве. Они являются основным источником доступного азота во многих районах.

Окраска лишайников — от белой до черной через различные оттенки красного, оранжевого, коричневого, желтого и зеленого. Они содержат много необычных химических соединений. Многие лишайники используются во всем мире как источники красителей. Например, раньше характерный цвет харрисского твида получали, окрашивая шерсть веществом именно такого происхождения. Многие лишайники применяются в медицине и парфюмерии, а у некоторых народностей употребляются в пищу.

Лишайники уже давно исследуются биологами в связи с интересной природой взаимоотношений между их грибными и водорослевыми симбионтами. По-видимому, гриб определяет форму всего организма, однако недавно выяснилось, что один и тот же гриб с разными водорослями может давать морфологически весьма различные структуры, которые традиционно относили к различным родам. Водоросли или цианобактерии в составе лишайников представлены видами, встречающимися и в свободноживущем состоянии, в то время как лишайниковые грибы, как правило, существуют только в симбиозе с ними.

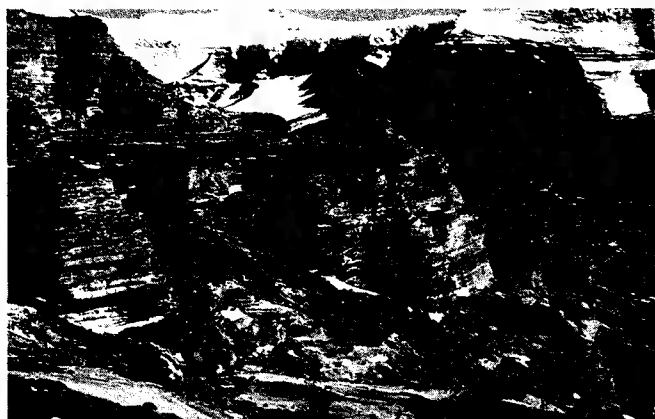
Некоторые лишайники образуют особые структуры, *сореции*, состоящие из грибных гиф и водорослей или циано-

¹ Около дюжины видов базидиомицетов также сосуществуют с водорослями, но они тесно связаны со свободноживущими базидиомицетами и сильно отличаются от других грибов, образующих лишайники.

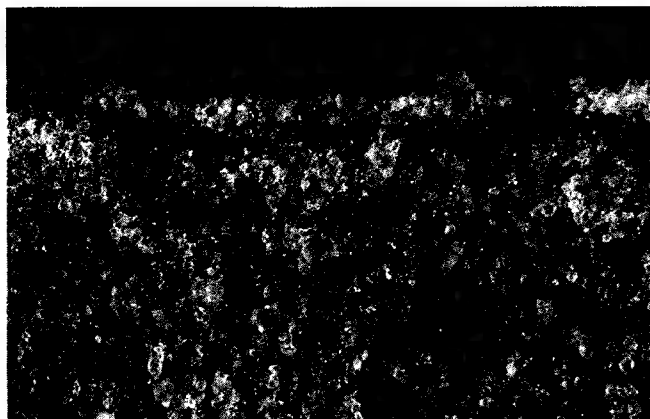
Рис. 13-19. В этом сухом, на первый взгляд безжизненном районе Антарктиды (А) лишайники (Б) живут сразу же под поверхностью песчаника. На изломе породы видны различно окра-

шенные полосы, соответствующие особым биологическим зонам. Черная и белые зоны образованы лишайниками, в то время как нижняя зеленая зона —

одноклеточными зелеными водорослями. Температура в этой части Антарктиды поднимается примерно до 0°C летом, а зимой может падать до -60°C



А



Б

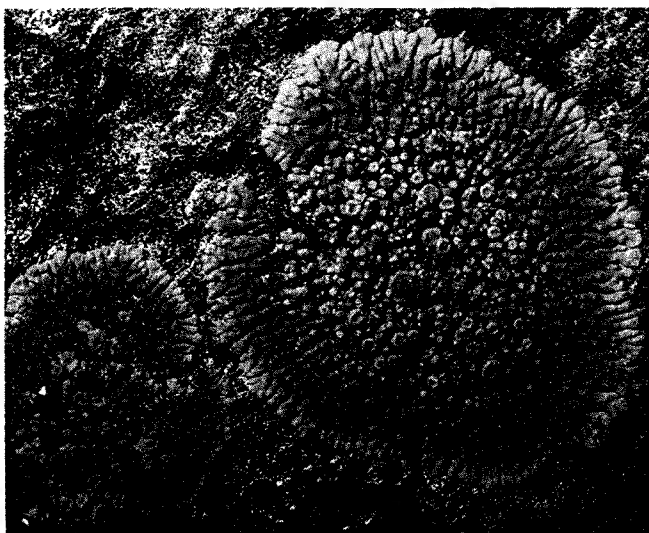


Рис. 13-20. Коркообразный (накипной) лишайник на голой поверхности скалы в центральной Калифорнии

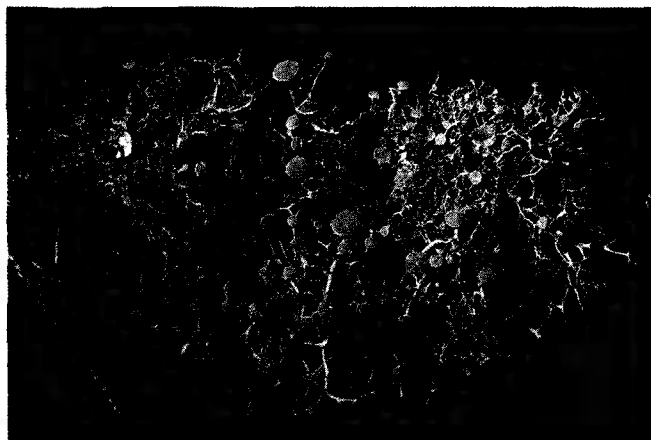


А



Б

Рис. 13-21. А. *Parmelia perforata* — листоватый лишайник, покрывающий гнездо колибри на мертвой ветке дерева в Миссисипи. Б. *Usnea* — лишайник, который часто в массе свешивается с ветвей деревьев. Удивительно похож на этот лишайник и занимает ту же экологическую нишу «бородатый мох» (*Tillandsia usneoides*), распространенный в южных штатах США, являющийся на самом деле настоящим цветковым растением из семейства бромелиевых



А



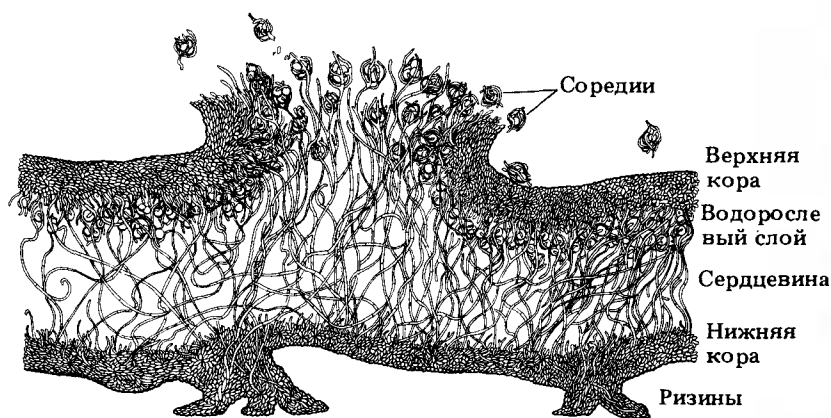
Б

Рис. 13-22. Несколько кустистых лишайников. А. *Teloschistes chrysophthalmus*. Б. *Cladonia cristatella* высотой 1—2 см. В. *Cladonia subtenius* — так называемый «олений мох», являющийся на самом деле лишайником. Виды этой группы, обильно представленные в Арктике, концентрировали радиоактивные веще-

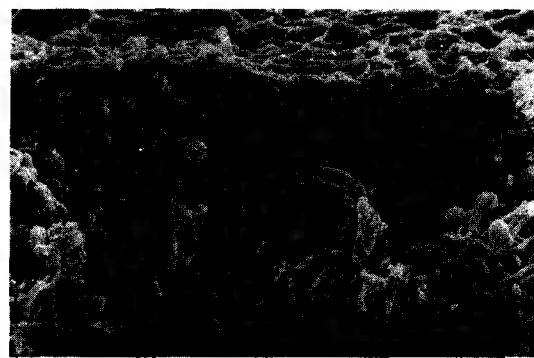
ства, выпадавшие на землю после атмосферных ядерных испытаний. Северные олени, питаясь ими, накапливали радиоизотопы еще сильнее, передавая их человеку и животным, поедаящим самих оленей, мясо или продукты, получаемые от них, особенно молоко и сыр



В



А



Б

20 мкм

Рис. 13-23. А. Поперечный срез через лишайник *Lobaria verrucosa*. В простейшем случае на таком срезе виден корковый слой из грибных гиф, оплетающих клетки водорослей. В более сложном случае гифы и водоросли образуют талломы с определенной формой роста и характерным внутренним строением. В лишайнике, представленном на рисунке, четко заметны четыре разных слоя: верхняя защитная кора из сильно желатинизированных гиф; водорослевый

слой из клеток водорослей и рыхло переплетенных тонкостенных гиф; сердцевина — толстый слой из рыхло лежащих, бесцветных, слабо желатинизированных гиф (этот слой, составляющий около 2/3 толщины таллома, вероятно, является запасным и образован гифами с крупными клетками); нижняя кора, которая тоньше верхней и несет

особые выросты для прикрепления к субстрату. Соредии — фрагменты лишайника, содержащие клетки водорослей и грибные гифы, — служат для его расселения в новые местообитания. Б. Фотография в сканирующем электронном микроскопе среза *Cladonia cristatella* (см. рис. 13-22, Б и 13-25). Показана верхняя кора, водорослевый слой и сердцевина. У этого вида нижней коры нет

бактерий (рис. 13-23). Рассеивание этих соредий способствует заселению лишайниками новых местообитаний. Лишайниковые грибы часто образуют аскокарпы, аналогичные наблюдаемым у свободноживущих видов и отличающиеся только продолжительным существованием и образованием спор в течение нескольких лет.

Биология лишайников

Как могут лишайники выживать в условиях среды, столь неблагоприятных для любой другой формы жизни? Одно время полагали, что секрет их успеха связан с защитой водоросли или цианобактерии от высыхания грибным симбионтом. Однако на самом деле одним из важнейших факторов их выживания является, по-видимому, именно способность очень быстро высыхать. Лишайники часто пребывают в почти обезвоженном состоянии, когда их влажность составляет от 2 до 10% сухой массы. При высыхании фотосинтез прекращается; погрузившись в такой «анабиоз», некоторые виды могут выдерживать сильное солнечное облучение, сильное нагревание и жестокие холода. Прекращение фотосинтеза в значительной степени обусловлено тем, что верхняя кора лишайника, высыхая, становится толще и непрозрачнее, преграждая путь солнечной энергии. Влажный лишайник разрушается ярким светом и экстремальными температурами, не влияющими на него в сухом виде.

Смачиваясь дождем, лишайники очень быстро поглощают воду (в 3—35 раз больше собственной массы). Если сухой хрупкий лишайник погрузить в воду, он станет через несколько минут мягким и гибким. Так действует простой физический процесс впитывания жидкости, аналогичный наблюдаемому в случае промокательной бумаги.

Максимально жизнеспособен лишайник, если судить по фотосинтезу, после того как, пропитавшись водой, начинает подсыхать. Фотосинтез идет наиболее интенсивно при влажности 65—90% предельной влагоемкости; ниже этого уровня, если потеря воды продолжается, скорость фотосинтеза падает. Во многих местообитаниях влажность лишайников сильно колеблется в течение суток, и у многих из них фотосинтез возможен в течение лишь нескольких часов, обычно рано утром после смачивания туманом или росой. Следствие этого — очень низкая скорость роста лишайников; их радиус увеличивается на 0,1—10 мм в год. Если, исходя из размеров, рассчитать возраст некоторых зрелых лишайников, то получится 4500 и более лет. Наиболее активно растут и развиваются эти организмы на морских побережьях или в горах с обильными туманами.

По-видимому, лишайники поглощают некоторые минеральные вещества из своего субстрата (это подтверждается тем, что ряд их видов обитает только на особых горных породах, почвах или древесных стволах), но большая часть элементов улавливается ими из воздуха и дождевой воды. Поглощение элементов из дождевой воды идет очень быстро и сопровождается их концентрированием. Лишайники играют важную роль в функционировании экосистем, однако они особо чувствительны к токсичным веществам, так как не могут выделять в среду впитанные элементы. Яды вызывают разрушение хлорофилла в клетках водорослей или цианобактерий. Рост лишайников — очень чувствительный индикатор наличия в воздухе вредных примесей, и они все больше используются в мониторинге загрязнения атмосферы, особенно вокруг крупных городов. Наиболее резко лишайники реагируют на сернистый газ, который, возможно, быстро разрушает и без того небольшое количество их хлорофилла.

Как «здоровье» лишайника, так и их химический состав используются для индикации «качества» местообитания. На этой основе можно следить за присутствием тяжелых металлов или других загрязнителей вокруг промышленных центров. Многие лишайники способны связывать тяжелые металлы на наружной стороне своих клеток, тем самым предотвращая их поражение.

Когда ядерные испытания проводились в атмосфере, лишайники использовались для контроля за выпадением радиоактивных осадков. Сейчас полагают, что их применение целесообразно в мониторинге радиоактивного загрязнения, возможного при разрушении спутников, особенно когда это происходит в отдаленных районах, которые трудно обследовать другими средствами.

Природа взаимоотношений между грибами и фотосинтезирующими организмами

Каковы взаимоотношения между двумя компонентами лишайника? Ясно, что гриб получает органический углерод от водоросли или цианобактерии, поскольку лишайник ведет себя как типичный автотрофный организм, зависящий только от света, воздуха и минеральных веществ. Действительно, транспорт органического углерода из водоросли или цианобактерии в гриб был продемонстрирован с помощью меченого¹⁴ С углекислого газа. У лишайников, содержащих цианобактерии типа *Nostoc*, важны также связывание автотрофом азота и передача его гетеротрофному компоненту. В лишайнике грибные гифы образуют густую сеть вокруг лежащих внутри клеток. Широко распространенные здесь гаустории (специализированные гифы паразитических грибов) проникают в фотосинтезирующие клетки (рис. 13-24); другие особые органы, апрессории, плотно прилегают к поверхности этих клеток и внедряются в них своими выступами. Взаимодействие между грибом и автотрофным организмом сильно влияет на метаболизм последнего. Например, зеленые водоросли выделяют большие количества спиртов D-сорбитола и D-рибитола только под влиянием гриба в составе лишайника.

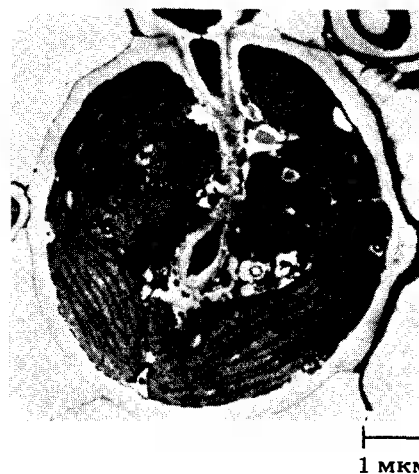
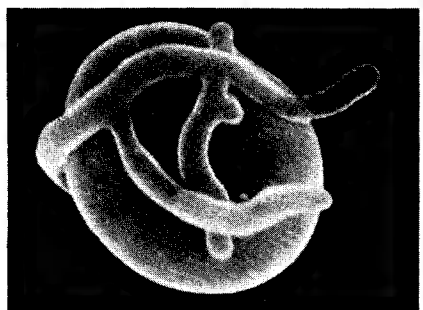


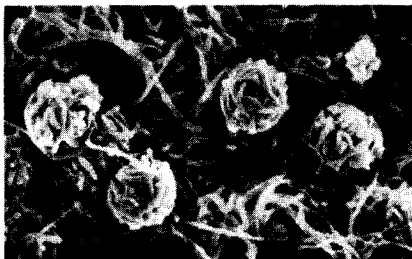
Рис. 13-24. Гаустория грибного компонента лишайника *Strigula elegans* проникает в своего партнера, зеленую водоросль *Cephaleuros virescens*. В ней хорошо заметны плотно упакованные хлоропласты

Рис. 13-25. Фотография в сканирующем электронном микроскопе ранних стадий взаимодействия между грибным и водорослевым компонентом лишайника *Cladonia cristatella* в лабораторной культуре. Фотосинтезирующий партнер в этом лишайнике (см. рис. 13-23, Б) — зеленая водоросль *Trebouxia*. А. Клетка водоросли, окруженная грибными гифами. Б. Проникновение грибных гаусториев в клетки водорослей. В. Смешанная группа гиф и водорослевых клеток, развивающаяся в зрелый лишайник



А

25 мкм



В

20 мкм



Б

2 мкм

В некоторых случаях удается разделить фотосинтезирующий и грибной компоненты лишайника и вырастить их чистые культуры. При этом гриб образует компактные колонии, совершенно непохожие на симбиотический организм. Для его роста необходим широкий набор сложных углеводов, а спорообразующих структур, как правило, не образуется. И напротив, выделенные из лишайника водоросли или цианобактерии быстрее растут в свободном состоянии. Таким образом, можно предполагать, что партнерство в лишайнике скорее является контролируемым паразитизмом гриба на автотрофе, чем их симбиозом. Тем не менее лишайник не простая сумма компонентов, а вполне самостоятельный организм. При совместном выращивании в культуре гриб, по-видимому, первым берет под контроль фотосинтезирующего партнера, что приводит к появлению характерных морфологических черт зрелого лишайника (рис. 13-25).

Отдел Basidiomycota

Наиболее привычные нам грибы принадлежат к этому большому отделу, включающему около 25 000 описанных видов, в том числе съедобные и ядовитые шляпочные грибы, веселки, дождевики, трутовики и две важные группы патогенов растений — ржавчинные и головневые грибы (рис. 13-26). Отличительный признак базидиомицетов — образование базидиоспор на наружной стороне булабовидной споронной структуры, базидии (рис. 13-27). В природе они размножаются в основном такими спорами. Хотя крупные базидиомицеты наиболее изученная группа грибов, неописанных видов и здесь гораздо больше, чем известных.

Мицелий базидиомицетов всегда септированный, и в течение жизненного цикла большинство видов проходит две различные фазы — первичную и вторичную. Прорастая, базидиоспоры образуют первичный мицелий. Сначала он может быть многоядерным, но вскоре образуются септы, разделяющие его на монокариотические (одnojядерные) клетки. Обычно вторичный мицелий возникает при слиянии

первичных гиф, относящихся к разным типам спаривания (в этом случае он гетерокариотический), но иногда септы после ядерного деления не формируются, и он является гомокариотическим. В любом случае результатом будет дикариотический (с двуядерными клетками) мицелий, так как кариогамия следует за плазмогамией не сразу.

Септы вторичного мицелия базидиомицетов перфорированы, однако поры окаймлены толстыми боченковидными структурами (исключение — ржавчинные и головневые грибы) (рис. 13-28). Ядра через такие поры проходить не могут.



Рис. 13-26. Головня кукурузы — распространенная болезнь растений, при которой гриб *Ustilago maydis* образует черные пылевидные массы спор на початках кукурузы. Головневые грибы относятся к классу телеомицетов из отдела Basidiomycota

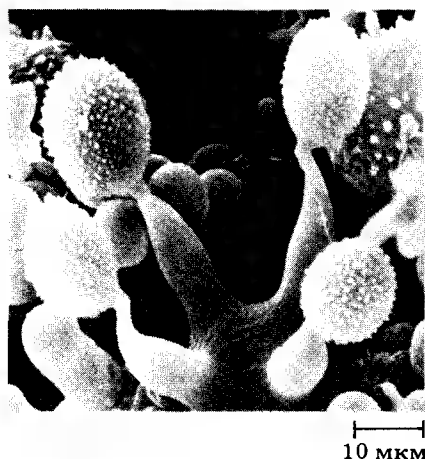


Рис. 13-27. Фотография в сканирующем электронном микроскопе верхушки базидии вида *Aleurodiscus atorphus* с удлиненными бородавчатыми базидиоспорами, прикрепленными к четырем стеригмам

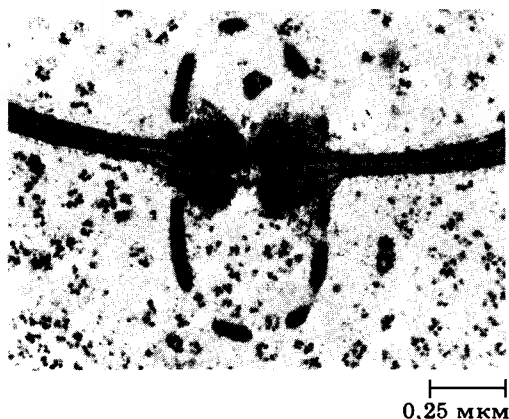


Рис. 13-28. Электронная микрофотография характерной септы вторичного мицелия базидиомицета *Laetisaria arvalis*, обычного гриба, портящего древесину. Как свойственно для базидиомицетов, септа перфорирована порой

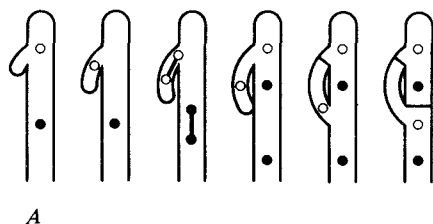
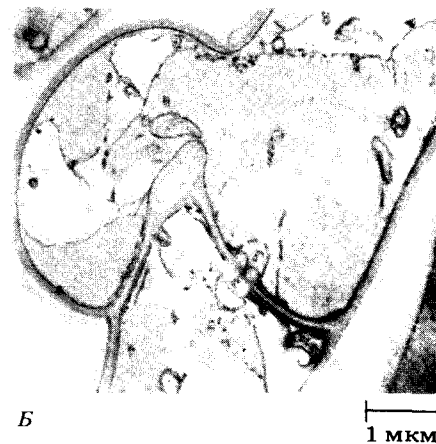


Рис. 13-29. А. У базидиомицетов дикариотические гифы отличаются наличием соединений-паяжек в обход септ; паяжки образуются при делении клетки и, по-видимому, обеспечивают правильное распределение двух генетически различных типов ядер в базидиокарпе. Б. Паяжки и септа характерного строения в гифе базидиомицета



В гетерокариотических вторичных мицелиях, где миграция ядер, по-видимому, все же происходит, поры в септах простые и широкие, аналогичные наблюдаемым у аскомицетов (см. рис. 13-7).

Апикальные (верхушечные) клетки вторичного мицелия обычно делятся с образованием пряжковидного мостика (рис. 13-29). Эти мостики (паяжки), обеспечивающие распределение ядер каждого типа между дочерними клетками, — характернейший признак базидиомицетов.

Именно вторичный мицелий образует *базидиокарпы* — мясистые спорообразующие тела, как у шляпочных грибов или дождевиков. Их формирование иногда требует света; по мере его вторичный мицелий дифференцируется на специализированные гифы, выполняющие в базидиокарпах различные функции. Такой мицелий иногда называется *третичным*.

Базидиомицеты делятся на три класса: гименомицеты (*Hymenomycetes*), гастеромицеты (*Gasteromycetes*) и телиомицеты (*Teliomycetes*).

Класс *Hymenomycetes*

К этому классу относятся съедобные и ядовитые шляпочные грибы, рогатиковые грибы и трутовики (рис. 13-4, 13-30). Сюда включают все формы, образующие базидиоспоры на базидиокарпе (у гастеромицетов — *внутри* базидиокарпа). Базидии гименомицетов всегда формируются на гимении (откуда и название данной группы), а не из изолированных клеток, как у телиомицетов. Базидиокарпы гимено- и гастеромицетов аналогичны аскокарпам аскомицетов.

Некоторые гименомицеты имеют булавообразные несептированные (т. е. не разделенные перегородками) базидии, каждая из которых обычно несет четыре базидиоспоры на крошечных выступах, *стеригмах* (рис. 13-27, 13-31). У других студенистых с виду, так называемых дрожалковых грибов (рис. 13-32) базидии септированные, как у телиомицетов.

Шляпочный «гриб» в бытовом понимании — это базидиокарп, состоящий обычно из *шляпки* на *ножке* (пеньке). Масса гиф в базидиокарпе, как правило, образует различные ткани и слои. На ранних стадиях он может быть покрыт пленкой, которая разрывается по мере роста шляпочного гриба. У некоторых родов остатки ее видны на верхней поверхности шляпки или в основании ножки, где образуется чашевидное покрывальце (вольва). У многих гименомицетов нижняя поверхность шляпки состоит из радиально расходящихся *пластинок*, несущих гимений (рис. 13-31), у других он расположен иначе; например, у рогатиковых покрывает



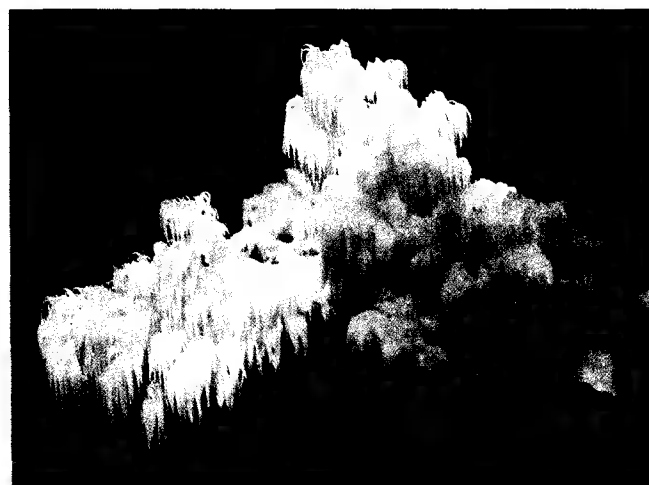
А



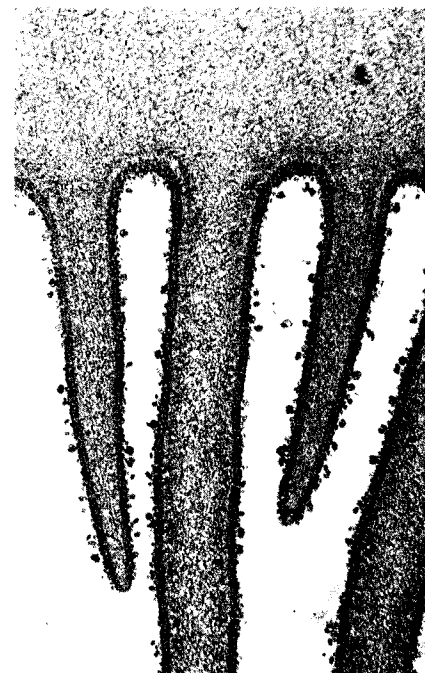
Б



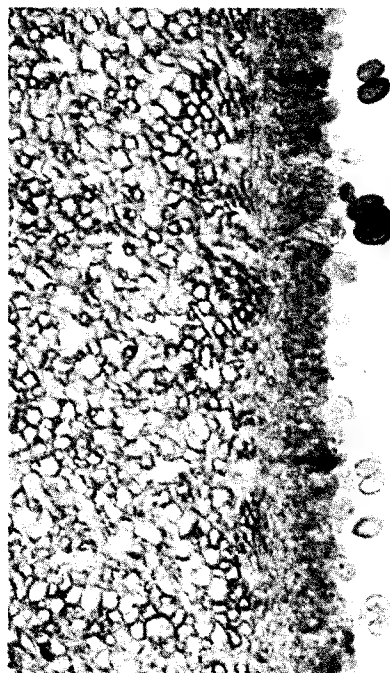
В



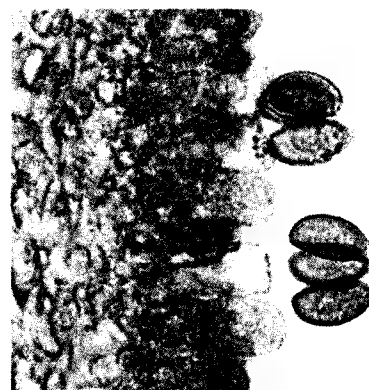
Г



А



Б



В

Рис. 13-31. Навозник *Coprinus*, обычный шляпочный гриб. А. Срез через споронные пластинки. Относительно темные их края соответствуют гимению. Б. Срез через гимениальный слой с развивающимися базидиями и базидиоспорами. В. Почти зрелые базидиоспоры, прикрепленные к базидии стеригмами

Рис. 13-30. Базидиомицеты из класса гименомицетов. А. Мухомор *Amanita muscaria* на разных стадиях развития; можно видеть споронные пластинки. Типичный признак данного рода, в котором много ядовитых видов, — кольцообразный «воротничок» на ножке и чашеобразная структура в ее основании. Б. Масленок *Suillus bovinus*. Споронная часть базидиокарпа представлена губчатой структурой с порами. В. Трутовик *Ganoderma tsugae*. Такие грибы вызывают большинство случаев порчи древесины. Г. Съедобный рогатиковый гриб *Hericium coralloides*. Гимений, внешний споронный слой с базидиями, образуется по всей поверхности базидиокарпа



Рис. 13-32. Дрожжалковый гриб на мертвом пне в амазонском тропическом лесу (Бразилия). Дрожжалковые — единственная группа гименомицетов с септированными базидиями

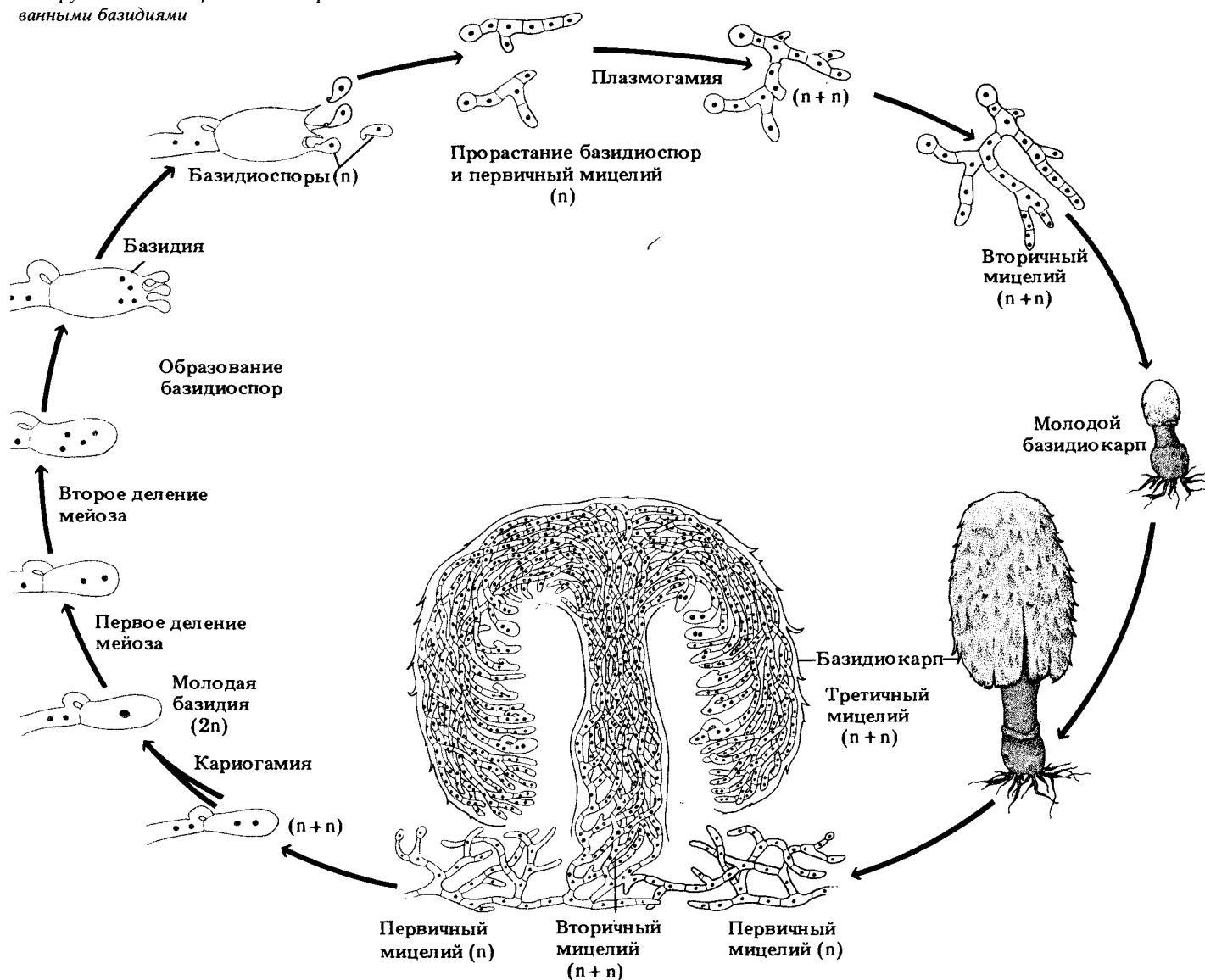


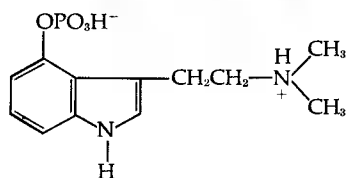
Рис. 13-33. Жизненный цикл шляпочного гриба (класс гименомицеты). Первичные мицелии образуются из базидиоспор. Вторичный дикариотический мицелий

возникает из первичных. В некоторых случаях он образуется в результате слияния гиф различного типа спаривания и является гетерокариотическим.

Вторичный мицелий делится и дифференцируется, давая третичный мицелий, из которого строится базидиокарп

зубцы или пальцевидные выросты базидиокарпа (рис. 13-30, Г). У трутовиков, белых грибов, подберезовиков и т. д. гимений выстилает многочисленные поры на нижней стороне шляпки (рис. 13-30, Б).

В относительно однородных местообитаниях, например на полянах или лугах, мицелий распространяется под землей вниз и в стороны, образуя на поверхности кольцо базидиокарпов, достигающее иногда до 30 м в диаметре. Дело в том, что на открытом пространстве он равномерно растет во всех направлениях и отмирает в центре, а спороносные структуры формируются только по его наружному краю, где развитие гриба идет более активно, так как именно в этой зоне почва наиболее богата питательными веществами. В результате возникают кольца базидиокарпов, становящиеся по мере роста мицелия все шире. В народе их называют «ведьмиными кольцами» (см. рис. 13-36).



Псилоцибин



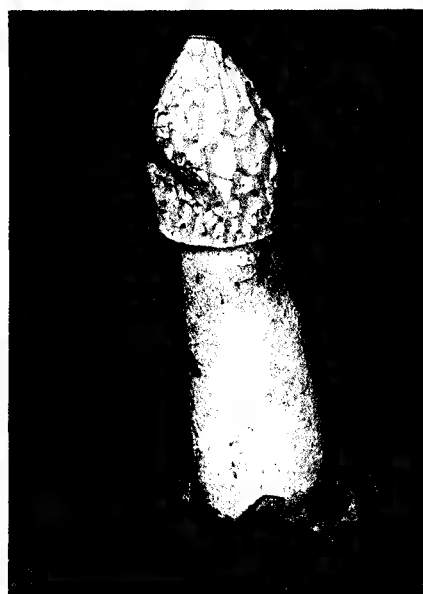
Рис. 13-34. Шляпочные грибы выполняют особые функции в религиозных церемониях некоторых индейских племен южной Мексики и Центральной Америки. При этом индейцы едят определенные базидиомикеты, способные вызывать галлюцинации. Один из наиболее известных таких грибов — *Psilocybe texicana* — показан здесь растущим на пастбище близ Уаутла-де-Хименес (шт. Оахака, Мексика). Шаман Мария Сабина ест этот гриб в ходе ночной религиозной церемонии. Псилоцибин — химическое вещество, вызывающее цветные видения у съевшего такие «священные» грибы, — является структурным аналогом галлюциногенов ЛСД и мескалина (см. рис. 29-50)



А



В



Б



Г

Рис. 13-35. Базидиомикеты из класса гастеромицетов. А. Дождевик *Lycoperdon ericetorum*. Споры высвобождаются из отверстия на верхушке каждого шаровидного базидиокарпа и разносятся ветром. Б. Веселка *Phallus impudicus*. Базидиоспоры погружены в дурно пахнущую липкую массу на верхушке базидиокарпа. Мухи (например, показанные здесь *Mutillidae urbana*) посещают эти грибы в поисках пищи и распространяют споры, в большом количестве пристающие к их ногам и туловищу. В. Бокальчики *Clathrus striatus*. Их чашевидные базидиокарпы содержат базидиоспоры, которые выбрасываются наружу и разносятся дождевыми каплями. Г. Земляная звездочка *Geastrum triplex*. Внешний слой этого «дождевика» долбчато развнут

Пластинчатые грибы — самые известные среди базидиомицетов. Особенно обилён *Agaricus campestris* — шампиньон обыкновенный. Родственный ему *Agaricus bisporus* (шампиньон двуспоровый) — один из немногих шляпочных грибов, которые можно разводить для продажи. Сейчас его выращивают более чем в 70 странах, и суммарная прибыль с урожая достигает 14 млрд. долларов в год. Вместе с грибом из Восточной Азии сиитаке (*Lentinus edodes*) он даёт около 86% мирового производства грибов. Разводят и другие виды, но большинство съедобных гименомицетов в значительных количествах собирается в природе и регулярно поступает в продажу. Не все шляпочные грибы съедобны; например много ядовитых форм среди группы пластинчатых. Так, род *Amanita* включает и самые опасные и некоторые съедобные виды. Даже крошечный съеденный кусочек бледной поганки (*Amanita phalloides*) может привести к смерти человека. Некоторые базидиомицеты содержат вещества, вызывающие у людей галлюцинации (рис. 13-34).

Типичный жизненный цикл шляпочного гриба представлен на рис. 13-33. Базидии образуются на гимении, выстилающем пластинки, как верхушечные клетки дикариотических гиф. Вскоре молодая базидия увеличивается в размерах и происходит кариогамия. Почти сразу же за этим следует мейоз каждого диплоидного ядра с образованием четырёх гаплоидных ядер. Эти четыре ядра по одному мигрируют в стеригмы, которые расширяются на верхушке, формируя одноядерные базидиоспоры. Репродуктивные возможности одного шляпочного гриба громадны — один базидиокарп рассеивает миллиарды спор.

Класс *Gasteromycetes*

Гастеромицеты образуют базидиоспоры внутри базидиокарпов, полностью замкнутых по крайней мере на ранних стадиях развития. Этот класс, возможно, произошёл от гименомицетов. Среди обычных его представителей — веселки, земляные звездочки, ложные трюфели, бокальчики и дождевики (рис. 13-35). Веселки (рис. 13-35,Б) имеют оригинальное строение. Они развиваются под землей в виде тугих мешочков («чертовых яиц»), а при созревании образуют из них надземные части — рецептакулы в виде ножки с глебой, представляющей собой наружный гимений с морщинистой поверхностью. Глеба покрыта дурно пахнущей липкой масляной массой, привлекающей мух и жуков, которые и распространяют споры в своих фекалиях.

Дождевики — знакомые всем гастеромицеты. При созревании их внутренняя часть высыхает и грибы, если до них дотронуться, выбрасывают тучу спор (рис. 13-35,А). Один дождевик может образовать несколько триллионов базидиоспор. Грибы бокальчики (рис. 13-35,В) начинают свое развитие как дождевики, но после разрушения большей части внутренней структуры становятся похожими на крошечные птичьи гнезда.

Класс *Teliomycetes*

Этот класс включает два крупных порядка: ржавчинные (*Uredinales*) и головневые грибы (*Ustilaginales*). Его представители отличаются от других базидиомицетов тем, что не образуют базидиокарпов. Однако у них возникают дикариотические гифы и базидии, которые септированы, как у дрожжевых грибов из класса гименомицетов. Ржавчинные и головневые (см. рис. 13-26) образуют свои споры в скоплени-



Рис. 13-36. Неполное «ведьмино кольцо», образованное шампиньоном *Agaricus arvensis*. Установлено, что возраст некоторых «ведьминых колец» около 500 лет. Из-за обеднения почвы основными питательными веществами трава внутри кольца часто более низкорослая и светлая, чем за его пределами

ях, которые у первых мельче, называемых *сорусы*. Как патогены растений эти грибы имеют огромное экономическое значение, ежегодно нанося зерновым культурам во всем мире ущерб, оцениваемый миллиардами долларов.

Жизненный цикл многих ржавчинных очень сложен и постоянно изучается фитопатологами, в задачу которых входит поиск средств борьбы с ними. До недавнего времени считалось, что эти грибы облигатные паразиты сосудистых растений, но ряд их видов оказался возможным выращивать и в искусственной культуре. Некоторые головневые также способны проходить полный цикл развития в лабораторных условиях. Хорошо известен жизненный цикл линейной (стеблевой) ржавчины злаков — *Puccinia graminis*, одного из 7000 видов порядка *Uredinales*. Существует множество штаммов этого вида, которые паразитируют на пшенице и других злаках — ячмене, овсе, ржи и различных дикорастущих травах. *P. graminis* — постоянная причина потерь урожая пшеницы. За один год в Миннесоте, Северной и Южной Дакоте и в зоне канадских прерий они составили почти 8 млн. т. Еще в 100 г. Плиний писал об этой ржавчине как о «величайшем бедствии для зерновых культур». Сегодня фитопатологи в значительной степени снижают связанный с ней ущерб путем выведения устойчивых сортов пшеницы, но мутации и рекомбинации паразита делают любой достигнутый успех недолговечным. Парасексуальные процессы, ведущие к соматической рекомбинации, — один из факторов возникновения новых патогенных штаммов линейной ржавчины злаков.

P. graminis — *разнохозяйный* паразит, т. е. для завершения жизненного цикла ему необходимы два различных хозяина (рис. 13-37). *Однохозяйные* паразиты, напротив, развиваются только на одном хозяине. *P. graminis* может неограниченно долго обитать на злаке, размножаясь при этом только бесполым путем. Для полового размножения этого вида часть жизни он должен провести на барбарисе (*Berberis*), а другую — на злаке. В связи с этим предпринимались попытки избавиться от ржавчины, уничтожая барбарис. Например, в британской колонии Массачусетс вышел закон, согласно которому «каждый, на чьих землях растут кусты барбариса, должен уничтожить их или выкорчевать до 13 июня 1760 г».

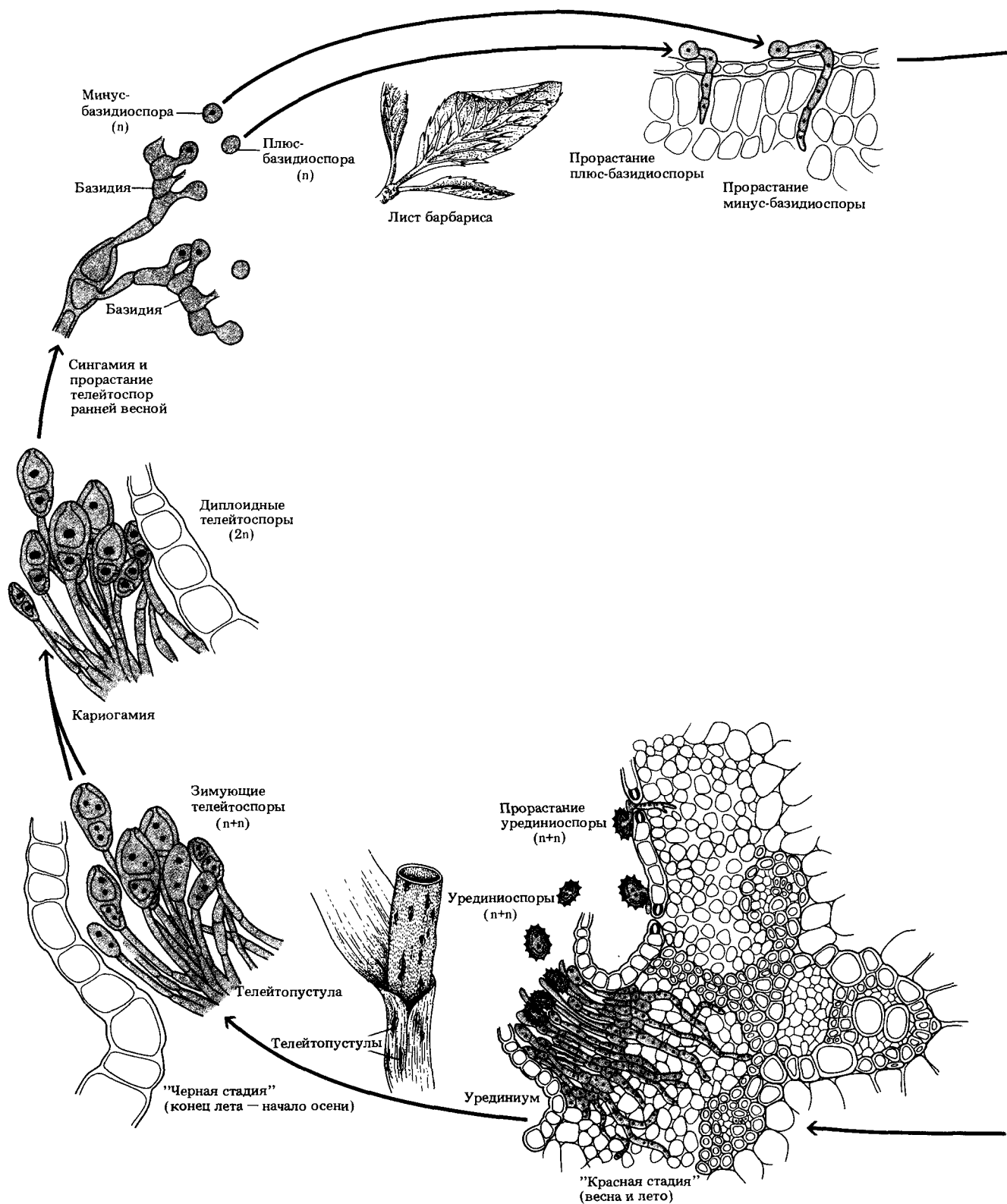
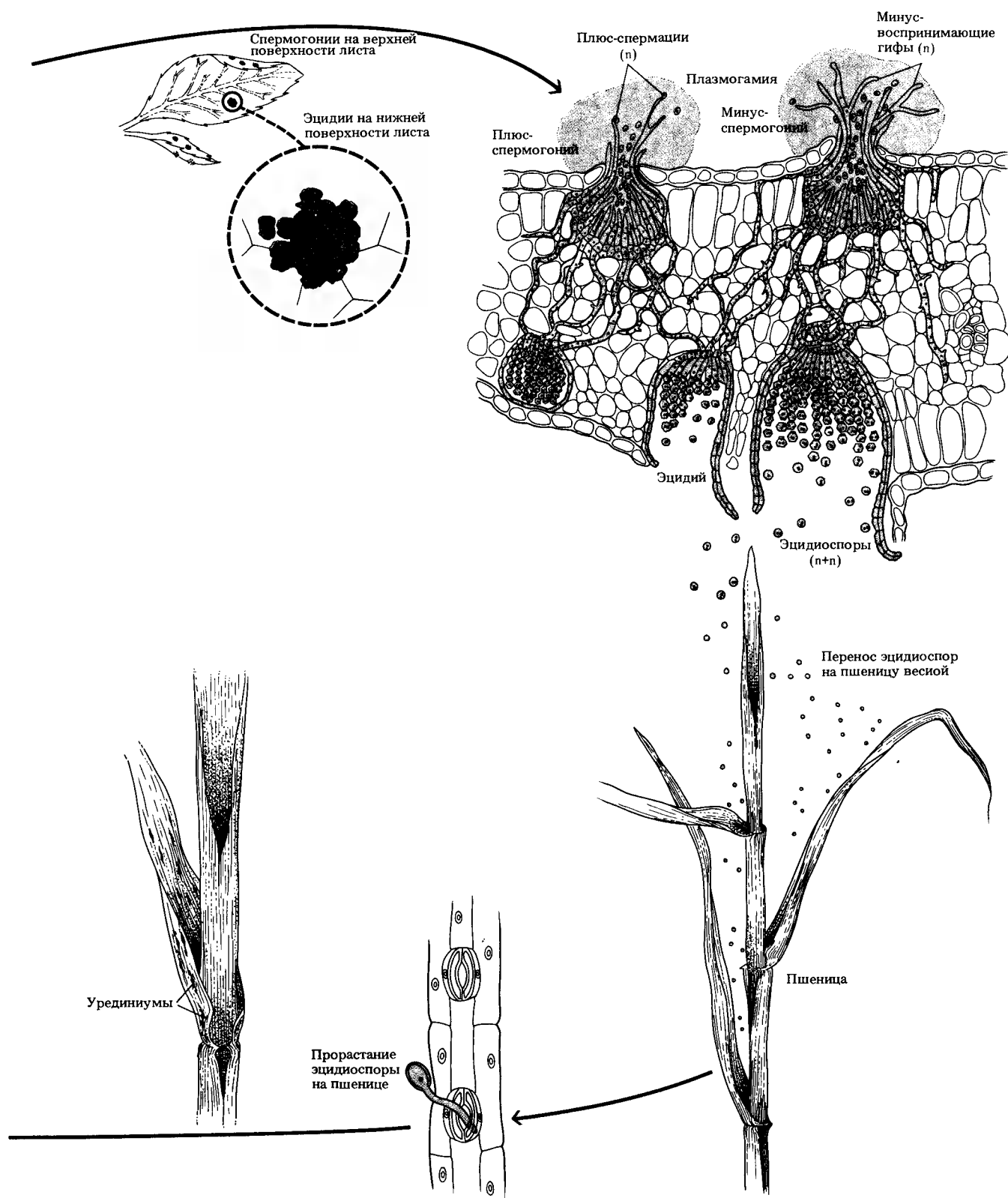


Рис. 13-37. Жизненный цикл стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis*. Этот разнохозяйный паразитический гриб часть жизни проводит на барбарисе, часть — на злаках (в данном случае — на пшенице). Ранней весной барбарис

заражается одноядерными базидиоспорами. Плюс- и минус-гифы, возникающие из базидиоспор, образуют плюс- и минус-спермогонии. Когда сперматозоиды одного штамма вступают в контакт с воспринимающими гифами противо-

ложного по знаку штамма, происходит плазмोगамия и образуются эцидии. Дикариотические ($n + n$) эцидиоспоры, возникшие в эцидиях, инфицируют пшеницу, на которой вскоре после этого появляются красные полосы, уредини-



умы, содержащие одноклеточные дикариотические урединиоспоры. Эти споры образуются в течение всего лета, вновь и вновь заражая пшеницу. С приближением осени красные полосы превра-

щаются в темные телейтопустулы, содержащие двуклеточные дикариотические телейтоспоры, не являющиеся инфекционными. Ранней весной ядра в каждой половине телейтоспоры

попарно сливаются (кариогамия). Когда две клетки телейтоспоры прорастают, происходит мейоз и каждая из них дает начало базидии с четырьмя гаплоидными базидиоспорами

Заражение барбариса происходит весной, когда одноядерные базидиоспоры инфицируют растение, образуя в основном на верхней поверхности его листьев колбообразные *спермогонии*. Эта форма паразита включает плюс- и минус-штаммы, базидиоспоры и возникающие из них спермогонии также обозначаются «+» или «-». Каждый спермогоний содержит два типа гиф: один образует цепочки мелких клеток, называемых *спермациями*, а второй — так называемые *воспринимающие гифы*. Спермации выходят наружу через отверстие спермогония. Если плюс-спермаций одного спермогония вступит в контакт с минус-воспринимающей гифой другого или наоборот, произойдет плазмогамия и образуются дикариотические гифы, начинающие расти вниз из спермогония и формирующие в основном на нижней поверхности листа *эцидии*. В эцидиях возникают цепочки дикариотических *эцидиоспор*, заражающих впоследствии пшеницу.

Первое внешнее проявление инфекции на пшенице выражается в появлении полос ржавого цвета на листьях и стеблях («красная стадия»), так называемых *урединиумов*, содержащих одноклеточные дикариотические *урединиоспоры*. Такие споры образуются в течение всего лета, заражая другие растения пшеницы; они являются основным способом распространения ржавчины в тех районах мира, где возделывается эта культура. Поздним летом и ранней осенью красноватые сорусы постепенно темнеют, превращаясь в *телеитопустулы* с двуклеточными дикариотическими *телеитоспорами* («черная стадия»). Эти споры зимуют, не заражая ни пшеницу, ни барбарис. Ранней весной перед прорастанием два гаплоидных ядра каждой их клетки сливаются в одно диплоидное. С началом прорастания наблюдается мейоз, происходящий, по-видимому, в коротких цилиндрических базидиях, выходящих из двух клеток телеитоспоры. Образующиеся ядра отделяются друг от друга септами, а затем мигрируют в стеригмы и развиваются в базидиоспоры. Так завершается годовой цикл развития.

В некоторых районах жизненный цикл стеблевой ржавчины злаков укорачивается за счет устойчивости урединальной стадии, если в радиусе распространения урединиоспор постоянно присутствуют активно растущие ткани растений. На североамериканских равнинах эти споры с озимой пшеницы в юго-западных штатах и Мексике мигрируют на север, пока не достигают южной Манитобы. Более поздние их генерации рассеиваются на запад до Альберты, а в конце лета дрейфуют в южном направлении — «на зимовку», видимо, вдоль восточного склона Скалистых гор. При таких условиях сохранение ржавчины уже не зависит от второго хозяина. В то же время в Евразии, где перенос урединиоспор с юга невозможен из-за протяженных горных хребтов, идущих в широтном направлении, барбарис необходим для выживания этого паразита.

МИКОРИЗА

Некоторые грибы играют ключевую роль в минеральном питании сосудистых растений. Всходы многих видов лесных деревьев, выращенные в стерильном питательном растворе, а затем перенесенные в луговую почву, будут плохо расти и даже погибать от недостатка пищи, хотя субстрат достаточно богат ею (рис. 13-38). Однако, если добавить к почве вокруг корней семян совсем немного (0,1% по объему) лесной почвы, содержащей соответствующие грибы, рост нормализуется. Это обусловлено *микоризой* («грибкорнем»), тесным взаимовыгодным симбиозом корней и грибов.

Микориза известна в большинстве групп сосудистых растений. Всего несколько семейств цветковых не образуют ее или образуют очень редко, например крестоцветные (*Brassicaceae*) и осоковые (*Cyperaceae*). Густые очень тонкие корни представителей семейства протейных (*Proteaceae*), вероятно, функционируют подобно микоризе у других растений.

Многие растения могут нормально развиваться и без микоризы при хорошем обеспечении незаменимыми элементами, особенно фосфором; однако при ограниченной доступности этих минеральных веществ они растут без нее плохо или погибают. Участие микоризы в прямом транспорте фосфора из почвы в корни доказано экспериментально. В свою очередь растение снабжает симбиотические грибы углеводами. Одно из наиболее удивительных свойств микоризы — функционирование при определенных обстоятельствах в качестве «моста» для переноса продуктов фотосинтеза, фосфора и, возможно, других соединений от одного образующего ее растения к другому. Это явление, вероятно, имеющее большое значение в природе, нуждается в дальнейшем исследовании.

Эндомикориза

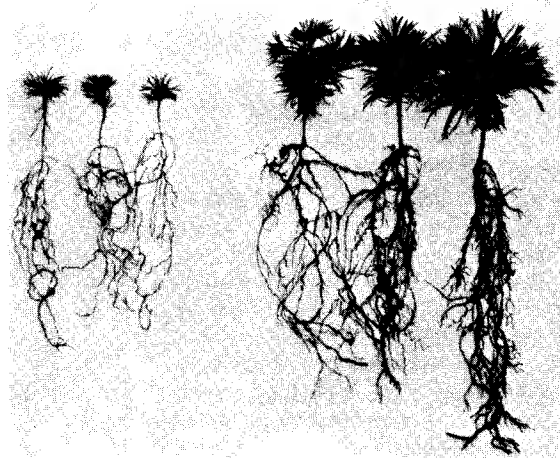
Микориза бывает двух основных типов: эндо- и эктотрофная (соответственно *эндо-* и *эктомикориза*). Первая распространена гораздо шире и встречается примерно у 80% всех сосудистых растений. Грибной компонент относится к зигомикетам, причем во всем мире этот симбиоз образует менее 100 видов грибов, т. е. взаимоотношения симбионтов не являются сугубо специфичными. Грибные гифы проникают в клетки коры корня, где образуют спирали, вздутия или разветвления (рис. 13-39), а также распространяются в окружающей почве. Два характерных типа внутриклеточных гифовых структур — везикулы (пузырьки) и арбускулы («деревца»), поэтому эндомикоризу часто называют везикулярно-арбускулярной.

Такая микориза играет особую роль в тропиках, где почвы имеют тенденцию заряжаться положительно и удерживать фосфаты так прочно, что их доступность для роста растений сильно понижается (см. Приложение к гл. 26). В то же время большинство почв умеренной зоны заряжены отрицательно. Поскольку малоимущие крестьяне в тропиках часто не могут использовать удобрения, эндомикориза является здесь основным поставщиком фосфатов для разводимых ими культур (рис. 13-40). Лучшее понимание взаимоотношений симбионтов при образовании этой микоризы, безусловно, позволит снизить количество удобрений (особенно фосфорных), применяемых в сельском хозяйстве для получения высоких урожаев и эффективной эксплуатации пастбищ и других растительных сообществ. Продажа определенных штаммов эндомикориз для внесения в почву, по-видимому, становится все более вероятным и перспективным способом повышения урожая.

Эктомикориза

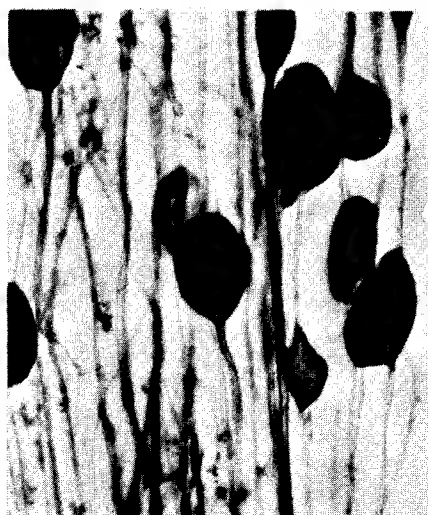
Эктомикориза характерна для определенных семейств деревьев и кустарников в основном в умеренных зонах (рис. 13-41), в частности буковых (*Fagaceae*), ивовых (*Salicaceae*), сосновых (*Pinaceae*), а также для некоторых групп тропических деревьев, растущих в густых древостоях из одного или небольшого числа видов. Часто образуют эктомикоризы деревья, произрастающие у высотной границы леса в различ-

Рис. 13-38. Микориза и питание дерева. Всходы веймutowой сосны (*Pinus strobus*) возрастом девять месяцев, содержащиеся в течение двух месяцев в стерильном питательном растворе, а затем пересаженные в почву прерии. Слева — сеянцы пересажены без дополнительной обработки. Справа — сеянцы перед пересадкой выращивались две недели на лесной почве с грибами



А

Рис. 13-39. Эндомикориза. Зигомизет *Glomus versiforme* в ассоциации с корнями лука-порея (*Allium porrum*). А.



Б

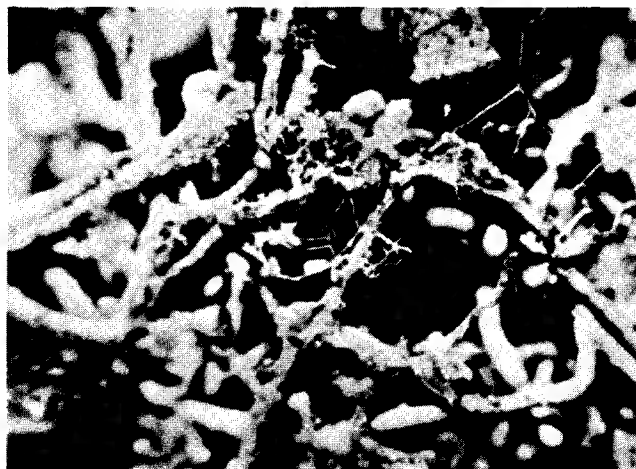
Общий вид расплющенного корня с везикулами. Б. Везикулы в корне. В. Арбускулы в корне. Они преобладают на ран-



В

них стадиях симбиоза; везикулы широко распространяются в клетках позже

Рис. 13-40. Сплетение корней и грибов с разлагающегося листа в Амазонском лесу. Такая структура позволяет проникать в почву более чем на 5 см менее одной тысячной питательных веществ, достигших лесной подстилки. Микоризные грибы возвращают большинство биогенов, попавших сюда с опавшими листьями, корням растений. Когда тропический лес вырубают, эта связь нарушается и почва обычно довольно быстро теряет плодородие



ных частях земного шара, например сосны в северных широтах, эвкалипты в Австралии и нотофагусы (см. рис. 29-8). Эктомикориза, по-видимому, повышает устойчивость деревьев к суровым, холодным и сухим условиям, близким к пределу их существования.

При эктомикоризе грибы окружают корни, но не проникают в их живые клетки (рис. 13-42). Мицелий далеко распространяется в почве, играя важную роль в переносе органического углерода к растению. Корневые волоски часто отсутствуют; их функцию, очевидно, выполняют гифы. Эктомикоризу образуют в основном базидиомицеты, но иногда и аскомицеты, в том числе трюфели. Известно около 5000 видов эктомикоризных грибов, некоторые из которых высокоспецифичны для растения-симбионта.

Микоризы другого типа

Два особых типа микориз характерны для вересковых (*Ericaceae*) и нескольких родственных им групп, а также для орхидных (*Orchidaceae*). В первом случае гриб может составлять до 80% общей массы микоризы. Он образует вокруг корня мощное скопление гиф, причем тонкие боковые гифы проникают в клетки коры корня. Хотя для растения энергетически обременительно содержать столь мощную грибную биомассу, на этих взаимоотношениях, вероятно, основана способность вересковых поселяться на кислых почвах, бедных питательными веществами (именно представители этого семейства обычны в таких местообитаниях). Микоризу с вересковыми образуют и аскомицеты, и базидиомицеты. В некоторых случаях грибы образуют чехол вокруг тканей корня, проникая и внутрь самих тканей, в других — целиком находятся внутри.

Микориза вересковых, по-видимому, необходима для снабжения растения скорее азотом, чем фосфором, что особо важно на кислых почвах, где часто произрастают виды этого семейства. Не исключено, что она повышает устойчивость некоторых вересковых к воздействию тяжелых металлов, которые могут появляться в таких почвах либо естественным путем, либо в результате кислотных дождей.

Семена орхидных в природе прорастают только при наличии соответствующих грибов. Эти микоризные взаимоотношения совершенно уникальны, так как грибы внутри растений снабжают их углеродом, по крайней мере на стадии всходов. Эти ассоциации образуют в основном базидиомицеты (вероятно, более 100 видов).

Микоризы и эволюция сосудистых растений

Исследование остатков древнейших сосудистых растений (более подробно см. гл. 17 и 18) показало, что эндомикориза встречалась у них не реже, чем у современных. Это открытие позволило К. Пирозински и Д. Маллок предположить, что возникновение микоризы в процессе эволюции могло быть решающим фактором, позволившим растениям заселить сушу. Учитывая слабое развитие почвы во времена этого заселения, можно допустить, что микоризные грибы (возможно, зигомицеты) были основой минерального питания растений, особенно поглощения фосфора. Аналогичные взаимоотношения можно продемонстрировать на примере современных растений-пионеров на крайне бедных почвах, например на шлаковых отвалах. Виды с эндомикоризой имеют здесь гораздо больше шансов на выживание. Таким образом, не исключено, что первым завоевал сушу не один



Рис. 13-41. Эктомикориза на корешках западной тсуги (*Tsuga heterophylla*). В этом случае гриб обычно образует вокруг корешка чехол из гиф. Выделяемые ими гормоны способствуют ветвлению корня.

Этот тип роста и грибной чехол определяют характерный внешний вид эктомикоризы (утолщенные, сильно ветвящиеся структуры). Тонкие тяжи, отходящие от микоризного комплекса, — ризоморфы, пучки гиф, функционирующие как продолжение корневой системы

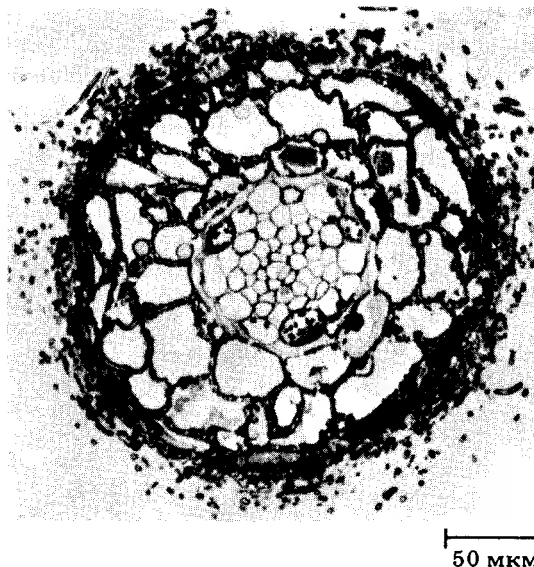


Рис. 13-42. Поперечный разрез эктомикоризного корешка сосны. Гифы гриба лежат в основном в промежутках между клетками коры

организм, а целый симбиотический комплекс, сходный с лишайником.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Грибы вместе с гетеротрофными бактериями как основные редуценты мировой экосистемы разлагают органические вещества, участвуя в круговороте углерода, азота и других компонентов почвы и воздуха. Грибы — быстро растущие нефотосинтезирующие организмы, для которых характерно образование нитчатых гиф с септами или без них. У большинства грибов гифы сильно разветвлены и образуют мицелий.

Почти все грибы — наземные организмы, они размножаются спорами, обычно разносимыми ветром. Подвижных клеток ни на одной из стадий их жизненного цикла не образуется. К генетическим особенностям грибов относятся гетерокариоз и парасексуальность. У гетерокариотического гриба в общей цитоплазме находятся генетически различные ядра. Парасексуальность заключается в слиянии гаплоидных ядер с образованием диплоидного ядра, кроссинговере между хромосомами и их новом расхождении по гаплоидным ядрам. Это обеспечивает генетическую рекомбинацию, которая особенно важна для грибов, не имеющих полового процесса.

Гликоген — основной запасной полисахарид грибов. Важнейший компонент их клеточных оболочек — хитин. Большинство грибов — сапробионты, т. е. питаются органическими веществами мертвых растений и животных. Ризоиды — специализированные гифы, необходимые для прикрепления некоторых грибов-сапробионтов к субстрату. Грибы-паразиты часто имеют особые гифы (гаустории) для извлечения

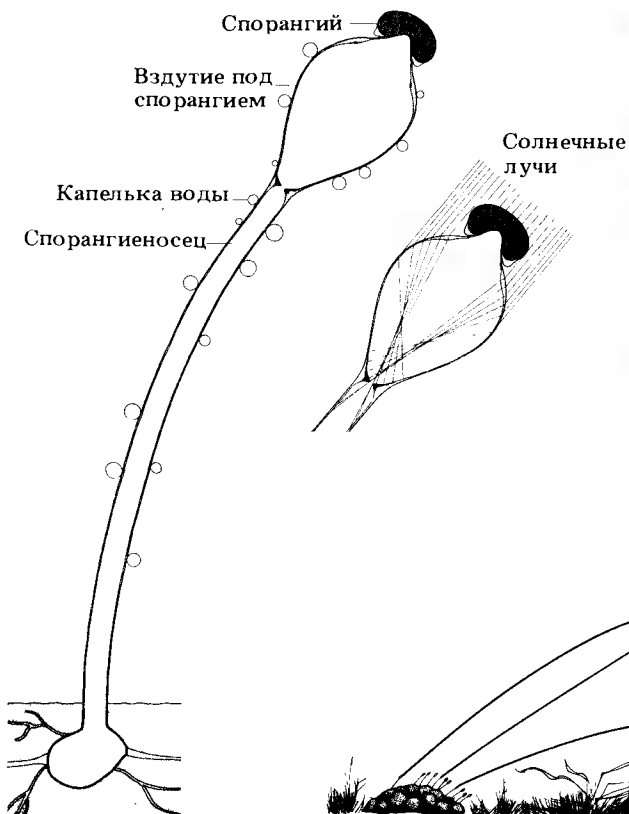
органического углерода из живых клеток других организмов.

Помимо роли грибов как редуцентов следует упомянуть их большое экономическое значение как разрушителей пищевых продуктов и других органических материалов. К ним относятся также дрожжи, *Penicillium* и другие источники антибиотиков, сырные плесени и съедобные шляпочные грибы.

Мицелий зигомицетов (отдел Zygomycota) ценоцитный. Бесполое размножение, как правило, связано с образованием спорангиев — мешковидных структур, вся протоплазма которых превращается в споры. Свое название зигомицеты получили от зигоспорангиев, возникающих при половом размножении.

Отдел Ascomycota (аскомицеты) включает около 30 000 описанных видов, т. е. больше, чем любая другая группа грибов. Их характерный признак аск — структура в виде сумки, в которой в результате мейоза образуются аскоспоры. В течение особого для этих грибов жизненного цикла происходит слияние протопласта мужского и женского гаметангиев, и последний формирует дикариотические, т. е. содержащие в каждой клетке два парных гаплоидных ядра, гифы. Аск образуется на верхушке таких гиф. Бесполое размножение идет также спорами, причем для аскомицетов характерны бесполое споры-конидии. Дрожжи — одноклеточные аскомицеты, бесполое размножение которых происходит делением или почкованием, а половое — с помощью аска, не заключенного в особое спорообразующее тело.

Несовершенные грибы (*Fungi imperfecti*) — искусственная группа, включающая многие тысячи видов, для которых неизвестен половой цикл. Большинство их, по-видимому, относится к аскомицетам, а некоторые — к базидиомицетам.



Лишайники — продукт симбиоза между аскомицетами (иногда базидиомицетами) и зелеными водорослями или цианобактериями. Грибы получают пищу от фотосинтезирующих партнеров, оплетая их гифами, которые проникают внутрь автотрофных клеток. Лишайник морфологически и физиологически — не простая сумма образующих его организмов. Способность лишайника выживать при экстремальных окружающих условиях связана с его способностью выдерживать высыхание, впадая в состояние покоя.

Отдел Basidiomycota (базидиомицеты) включает многие из крупных и наиболее заметных грибов, в том числе всем известные шляпочные грибы, дождевики и некоторые важные патогены растений. Их характерная черта — базидии, которые, как и аск, формируются на верхушках дикариотических гиф; здесь происходит мейоз, дающий четыре базидиоспоры. Именно эти споры — основной способ размножения базидиомицетов. От аскоспор они отличаются тем, что образуются на внешней поверхности базидии.

В классах гименомицетов и гастеромицетов базидии входят в состав сложных спорообразующих тел, называемых базидиокарпами, у гименомицетов — снаружи, обычно выстилающая пластинчатые или пористые структуры, а у гастеромицетов — внутри, по крайней мере в определенный период своего развития. Представители класса телиомицетов — ржавчинные и головневые грибы — не образуют базидиокарпов. У них септированные базидии, как и у дрожалковых грибов из класса гименомицетов. У всех прочих гименомицетов и у гастеромицетов базидии не разделены септами.

Микориза — симбиоз между корнями растений и грибами — характерна почти для всех семейств сосудистых растений. Из двух основных ее типов эндомикориза известна для 80% всех сосудистых растений. Гриб в данном случае относится к зигомикетам и проникает в клетки коры корня. При эктомикоризе гриб не проникает в растение, а образует войлокообразный слой вокруг его корней; в таком симбиозе участвуют базидиомицеты и аскомицеты. Микориза необходима растению для получения из почвы фосфора и, возможно, других питательных веществ, а гриб она обеспечивает органическим углеродом.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 ФОТОТАКСИС У ГРИБОВ

У растущего на навозе зигомикета *Pilobolus* высотой 5 — 10 мм спорангии выстреливаются в сторону света. Спорангиеносец этого вида ориентируется таким образом, что все световые лучи, падающие на вздутие под спорангием, фокусируются в его базальной световоспринимающей части. Высокое тургорное давление сока в вакуоли этого вздутия в конечном счете вызывает его разрыв, и спорангий «взрывной волной» отбрасывается на расстояние до 2 м и более с начальной скоростью до 50 км/ч! Поскольку диаметр спорангия всего около 80 мкм, это очень далеко. После отстреливания спорангия спорангиеносец отмирает, а тот, попав на лист травы, может быть съеден травоядным животным, пройти без повреждений через его пищеварительный тракт и, выйдя наружу с экскрементами, начать цикл заново (см. с. 209).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 ЭРГОТИЗМ

Целый ряд аскомицетов паразитирует на высших растениях. Так, заболевание, называемое спорыньей, связано с парази-

том ржи (*Secale cereale*) и других злаков *Claviceps purpurea*. Хотя эта патология редко наносит большой урон урожаю, она опасна, так как даже малой примеси склероциев (см. ниже) к зернам ржи достаточно, чтобы вызвать серьезные поражения домашних животных и людей, съевших хлеб из муки, полученной из загрязненных зерен. Эрготизм, т. е. отравление в результате поедания инфицированных спорыньей зерен, часто сопровождается гангреной, нервными спазмами, галлюцинациями и судорогами. Это явление часто наблюдалось в средние века, когда его называли «антоновым огнем». В одну из эпидемий 994 г. от него умерло 40 000 человек. В 1722 г. эрготизм вывел из строя кавалерию Петра I накануне битвы с турками, изменив, таким образом, ход истории.

Недавно было высказано предположение, что широко распространенные обвинения в колдовстве и многочисленные казни девочек-подростков в 1692 г. в деревне Сейлем (ныне Данверс) и других общинах Массачусетса и Коннектикута были вызваны вспышкой сопровождающегося судорогами эрготизма. Спорынья содержит амид лизергиновой кислоты (ЛДА) — предшественник диэтиламида лизергиновой кислоты (ЛСД), первого физиологически активного для позвоночных вещества, открытого при изучении алкалоидов (класс азотсодержащих органических соединений) и их производных из *Claviceps purpurea*. Однако судороги и гангрена, связанные с эрготизмом, вызываются другими алкалоидами, имеющими естественное происхождение.

В 1951 г. вспышка эрготизма в одной из французских деревень привела к временной неменяемости 30 жителей, вообразивших, что их преследуют демоны и змеи; пятеро отравившихся умерли. Спорынья, вызывая сокращение мышц и тем самым сужение кровеносных сосудов, используется в медицине. И вредные, и полезные ее свойства обусловлены алкалоидами. Еще в 1552 г. спорынью использовали в акушерстве для стимулирования родовых схваток. В целом ее медицинское применение основано на способности усиливать мышечное сокращение.

Алкалоиды спорыньи, будучи антагонистами гормонов адреналина, норадреналина и серотонина, расширяют сосуды, снижая кровяное давление, и поэтому используются при лечении стенокардии и глаукомы, связанных с гипертонией. Сейчас ведутся работы по получению улучшенных штаммов *Claviceps purpurea* и выращиванию их на продажу.

Жесткие темноокрашенные покоящиеся структуры спорыньи — склероции — можно видеть между колосками ржи



на приводимой фотографии. После осыпания зерна они перезимовывают в почве и, активируясь холодом, образуют несколько многоклеточных споронных тел со множеством перитециев. Каждый перитеций содержит до 100 асков, из которых аскоспоры высвобождаются в период цветения ржи и других злаков. Аскоспоры прорастают между цветками, образуя мицелий с большим количеством конидиоспор, погруженных в липкую сладкую жидкость и распространяющихся по цветкам злака насекомыми, которые привлекаются этой жидкостью. Разрастаясь в отдельных незрелых зерновках, грибок превращает их в темные, покоящиеся структуры, заметные на фотографии. Они созревают одновременно с зерном и рассеиваются вместе с ним. Специфические алкалоиды спорыньи образуются только во время формирования склероциев.

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 ХИЩНЫЕ ГРИБЫ

Хищные грибы — наиболее специализированные представители этого царства. В процессе эволюции у них появился целый ряд приспособлений для захвата мелких животных, которых они используют в пищу. Микроскопические виды, ведущие такой образ жизни, были известны уже давно, а недавно выяснилось, что и некоторые пластинчатые грибы нападают на нематод (небольшие круглые черви) и поедают их. Например, вешенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus*) растет на гниющей древесине, выделяя вещество, которое обездвиживает нематод. После этого гифы гриба опутывают этих крошечных червей и проникают в них. Видимо, добыча используется преимущественно как источник азота, т. е. дополняет небольшие количества этого элемента, получаемые из древесины.

Некоторые микроскопические несовершенные грибы выделяют на поверхности гиф липкое вещество, к которому прилипают простейшие, коловратки, мелкие насекомые и другие животные. Более 50 видов из этого класса ловят нематод в своеобразные «силки». При появлении жертвы гифы образуют петли, которые быстро вздуваются, сжимаясь, как аркан, когда червь проползает по их внутренней поверхности. Вероятно, стимуляция стенки грибной клетки вызывает увеличение внутри нее количества осмотически активного

вещества, что приводит к поглощению клеткой воды и повышению ее тургора.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Batra Lekh R. (Ed.): Insect-Fungus Symbiosis: Nutrition, Mutualism and Commensalism, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1979.

Прекрасный сборник статей о разнообразных взаимоотношениях между такими многочисленными и преуспевающими организмами, как насекомые и грибы.

Christensen Clyde M.: The Molds and Man: An Introduction to the Fungi, 3rd ed., University of Minnesota Press, Minneapolis, 1965.

Очень информативная сводка о грибах, и особенно об их сложных и важных взаимоотношениях с людьми.

Christensen Clyde M.: Molds, Mushrooms and Mycotoxins, University of Minnesota Press, Minneapolis, 1975.

Занимательно написанный обзор по некоторым грибам и их значению в жизни человека; скорее дополняет, чем повторяет предыдущую книгу, написанную тем же автором.

Courtenay Booth, Harold H. Burdsall, Jr.: A Field Guide to Mushrooms and their Relatives, Van Nostrand Reinhold, New York, 1984.

Прекрасно иллюстрированное описание 350 видов обычных шляпочных грибов умеренной зоны Северной Америки.

Demain Arnold L.: "Industrial Microbiology", Science 214: 987—995, 1981.

Полезный обзор перспектив по увеличению использования грибов и бактерий в промышленных процессах.

Hale Mason E.: The Biology of Lichens, 3rd ed., University Park Press, Baltimore, Md., 1983.

Блестящий краткий обзор всех аспектов морфологии, физиологии, систематики, экологии, хозяйственного использования и других способов применения лишайников.

Harley J. L., S. E. Smith: Mycorrhizal Symbiosis, Academic Press, New York, 1983.

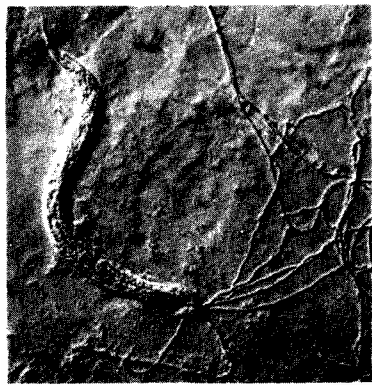
Типичная работа по микоризе; ценный список литературы.

Large E. C.: The Advance of the Fungi, Dover Publications, Inc., New York, 1962.

Увлекательный и популярный очерк тесно переплетающейся истории грибов и человечества, впервые опубликованный в 1940 г.



А



Б

50 мкм



В

20 мкм

А. Вешенка обыкновенная *Pleurotus ostreatus*. Б. Гифы вешенки, сходящиеся у ротового отверстия обездвиженной нематоды. В. Хищный несовершенный гриб *Arthrobotrys dactyloides* захватил

нематоду. «Силки» состоят из трехклеточных колец, быстро вздувающихся с увеличением диаметра гиф примерно в три раза и в результате «заарканивающих» червя. Когда тот пойман, гифы

прорастают внутрь его тела и переваривают его. После срабатывания пускового механизма клетки колец могут полностью вздуться менее чем за 0,1 с

Lawrey J. D.: Biology of Lichenized Fungi, Praeger Scientific, New York, 1984.

Блестящий современный обзор по биологии лишайников.

“Microbes for Hire”: Science 85, July/August 1985.

Прекрасная серия статей по современным и потенциальным возможностям использования в промышленности микроорганизмов, включая дрожжи и другие грибы.

Miller Orson K., Jr.: Mushrooms of North America, E. P. Dutton, New York, 1977.

Карманное полевое руководство с хорошими иллюстрациями по съедобным грибам умеренной зоны Северной Америки.

Moore-Landecker E.: Fundamentals of the Fungi, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1972.

Блестящий очерк о грибах.

Phaff H. J. et al.: The Life of Yeasts, 2nd ed., Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1978.

Хорошее описание свойств дрожжей и их использования.

Ross Ian K.: Biology of the Fungi: Their Development, Regulation and Associations, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Прекрасный учебник по морфологии, биохимии и экологической роли бактерий, вирусов и эукариот.

Diener T. O.: «The Viroid — A Subviral Pathogen», American Scientist, 71 (1983): 481—489.

Блестящий обзор свойств этих удивительных частиц РНК.

Краткий обзор биологии грибов.

Scagel R. F. et al.: Nonvascular Plants: An Evolutionary Survey, Wadsworth Publishing Company, Belmont, Calif., 1982.

Исчерпывающий обзор всех групп организмов, описанных в нашей книге, кроме сосудистых растений; включает прекрасно иллюстрированную сводку по грибам.

Strobel Gary A., Gerald N. Lanier: “Dutch Elm Disease”, Scientific American 245(2): 56—66, August 1981.

Комплексный подход к борьбе принес успех в уничтожении опасных грибов-паразитов, поражавших вяза Европы и Северной Америки.

Struhl Kevin: “The New Yeast Genetics”, Nature 305: 391—397, 1983.

Краткий обзор различных путей использования дрожжей как модельной системы для исследования метаболизма, генетики и развития эукариотических клеток.

Webb A. Dinsmoor: “The Science of Making Wine”, American Scientist 72: 360—367, 1984.

Блестящий отчет о том, как древнее искусство виноделия превратилось в современную науку.

Tortora G. J., B. R. Funke, Christine L. Case: Microbiology: An Introduction, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1982.

Хорошо составленный, легко читаемый учебник, касающийся всех аспектов биологии бактерий, вирусов и микроскопических эукариот.

Глава 14

Одноклеточные протисты: водные плесени, слизевики, хитридиомицеты и одноклеточные водоросли

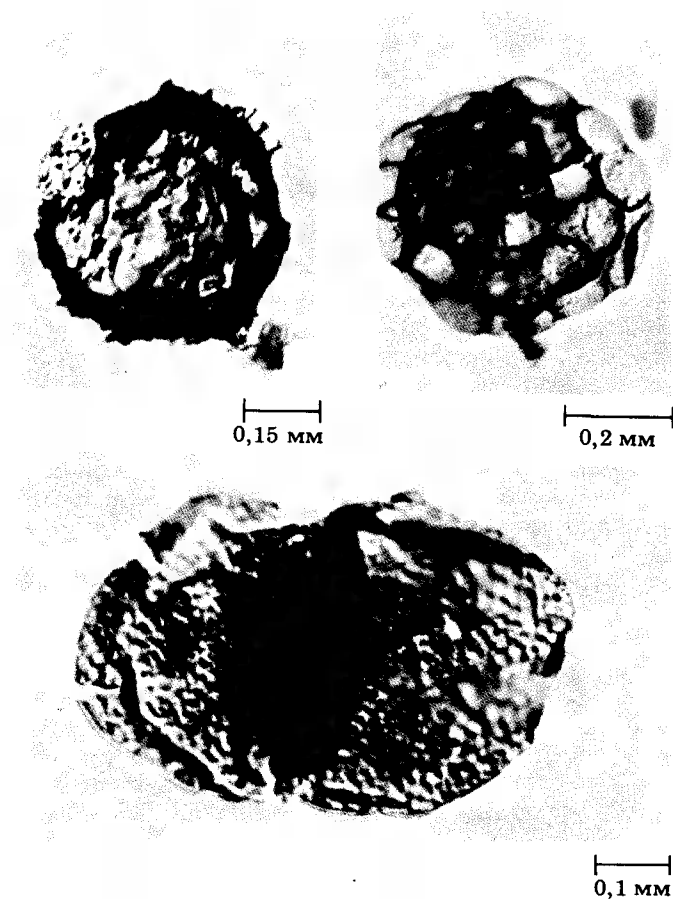


Рис. 14-1. Эти три очень различных представителя акритарх встречались одновременно около 700 млн. лет назад в районе современного Большого Каньона в шт. Аризона. Акритархи, древнейшие остатки которых имеют возраст около 1,5 млрд. лет, были первыми и в течение сотен миллионов лет единственными эукариотами. Эта весьма разнообразная группа, вероятно, объединяла планктонные автотрофные организмы. По-видимому, некоторые более поздние их формы родственны зеленым водорослям

Древнейшие ископаемые эукариоты имеют возраст около 1,5 млрд. лет (рис. 14-1); к тому времени бактерии существовали уже более 2 млрд. лет. В течение сотен миллионов лет все эукариоты были одноклеточными. Возраст первых известных нам многоклеточных эукариот примерно 630 млн. лет, хотя о более раннем возникновении многоклеточных организмов говорят полости, похожие на ходы червей, возрастом около 700 млн. лет. На протяжении по меньшей мере 800 млн. лет существования на Земле эукариот все они, вероятно, относились к царству протистов.

Ряд эволюционных линий многоклеточных организмов берет начало от одноклеточных эукариот, причем многоклеточные представители известны почти в каждом отделе протистов. Четыре из этих полностью или частично многоклеточных групп — фотосинтезирующие. Среди них растения, возникшие из многоклеточных зеленых водорослей, настолько своеобразны, что выделяются в отдельное царство. Они описаны в гл. 16, 17 и 18. Остальные три группы — зеленые, бурые и красные водоросли — хотя прямо не связаны друг с другом, составляют отделы царства протистов и рассмотрены в гл. 15. Гл. 14 посвящена семи основным отделам одноклеточных протистов, которых раньше причисляли к растениям или грибам. Это водные плесени, слизевики, хитридиомицеты и одноклеточные водоросли.

Группы протистов, традиционно относимые к простейшим (корненожки, инфузории и т. д.), не рассматриваются в данной книге, так как обычно не изучаются ботаниками.

Из семи отделов протистов, обсуждаемых в данной главе, четыре объединяют гетеротрофные организмы и по традиции исследуются *микологами*, т. е. специалистами по грибам. Многие ученые сейчас приводят доказательства отсутствия прямой связи между этими гетеротрофами и грибами, тем не менее их продолжают описывать, употребляя микологическую терминологию. Например, эти организмы называют, как и некоторые грибы, «плесеньями», их волокна — *гифами*, а совокупность гиф — *мицелием*.

Другие три отдела, как и отделы, описываемые в следующей главе, включают в основном фотосинтезирующие организмы и исследуются *альгологами* (*фикологами*), т. е. специалистами по водорослям.

Важно отметить, что доказательств прямого родства между любыми из десяти отделов царства протистов, предлагаемых в данной книге, очень мало. Лучше всего рассматривать их как отдельные эволюционные линии эукариот. Объ-

единение в одно царство основано лишь на их эукариотической структуре и отсутствии специфических черт растений, животных или грибов.

ЭКОЛОГИЯ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ПРОТИСТОВ

В любом водоеме можно обнаружить во взвешенном состоянии микроскопические фотосинтезирующие клетки и крошечных животных, образующих *планктон* (от греческого слова «скиталец»). Планктонные водоросли и цианобактерии, или *фитопланктон*, представляют собой начало пищевой цепи большинства гетеротрофных организмов, обитающих в глубинах океанов или крупных пресных водоемов. Фитопланктон обычно состоит из одноклеточных, некоторые из которых очень просты по своему строению, а другие имеют замысловатые и богатые деталями формы, иногда объединяясь в колонии или нити (рис. 14-2). Самые мелкие представители планктона — *нанопланктон* — настолько малы, что обычно проходят через отверстия планктонной сетки размером 40 — 76 мкм. Сюда относятся водоросли и цианобактерии, также вносящие важный вклад в продуктивность морей и пресных вод.

Гетеротрофный планктон (*зоопланктон*) состоит в основном из крошечных ракообразных, личинок разных групп животных, гетеротрофных протистов и бактерий. В морях мелкие и некоторые крупные рыбы, а также усатые киты питаются фито- и зоопланктоном. Таким образом, фитопланктон, иногда называемый «огромным морским лугом», можно сравнить с сухопутными лугами, которые обеспечивают пищу наземных гетеротрофов.

Из четырех гетеротрофных отделов, обсуждаемых в этой главе, два объединяют в основном водные организмы: Oomycota (оомицеты, т. е. водные плесени и родственные им организмы) и Chytridiomycota (хитридиомицеты). Два других отдела — Acrasiomycota (акразиомицеты, или клеточные слизевики) и Mucromycota (миксомицеты, или плазмодияльные слизевики) — в основном наземные организмы. У водных плесеней и хитридиомицетов плавающие споры; эти протисты — паразиты или сапробионты, впитывающие органическое вещество, образованное другими организмами.

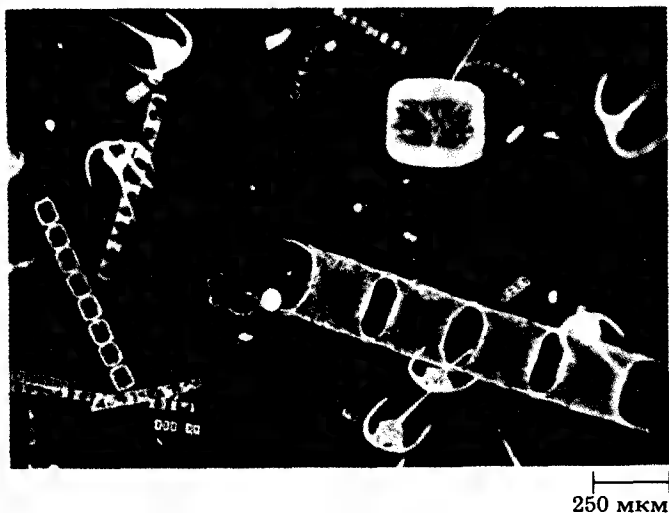


Рис. 14-2. Фитопланктон. Показаны динофлагеллаты и нитчатые или одноклеточные диатомеи

Слизевики, напротив, активно захватывают бактерии или мелкие органические частицы. Они больше всего из всех организмов, описанных в этой книге, напоминают животных.

СИМБИОЗ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ

У всех организмов, выделяющих кислород в процессе фотосинтеза (цианобактерий, водорослей и растений), в этом участвует хлорофилл *a*, который находится в хлоропластах (за исключением цианобактерий, у которых их нет). Сходство всех хлоропластов предполагает их общее происхождение, хотя различные группы автотрофов столь резко различаются по другим признакам, что сами явно не могли произойти от одного фотосинтезирующего предка. Единство биохимии и структуры хлоропластов связывают с особенностями образования этих органелл.

На основе структурной и биохимической близости некоторых групп бактерий и хлоропластов (гл. 2) подавляющее большинство ученых считает, что современные хлоропласты — результат ряда независимых эволюционных событий, в которых участвовали различные группы фотосинтезирующих бактерий.

Легкость и частоту возникновения таких симбиозов можно проследить на широком разнообразии аналогичных взаимоотношений, существующих и в настоящее время, например у водорослей с беспозвоночными, грибами (главным образом в лишайниках), другими водорослями, позвоночными, моховидными и некоторыми сосудистыми растениями (здесь водоросли растут в полостях стеблей, черешков и листьев). Среди беспозвоночных известно около 150 родов из восьми различных типов с водорослями в качестве внутриклеточных симбионтов (рис. 14-3). От симбиотических динофлагеллат (фотосинтезирующие протисты) во многом зависит продуктивность коралловых рифов. Другие симбиотические ассоциации имеют не меньшее экологическое значение.

Фотосинтезирующих протистов традиционно считали родственными друг другу; только недавно выяснилось, что автотрофность приобретена разными их группами вполне самостоятельно. Таким образом, всех автотрофных эукариот, отличающихся от растений, раньше объединяли в «водоросли», нитчатых гетеротрофов — в «грибы», а гетеротрофов с иной структурой — в «простейшие». Однако внутри этих групп виды не обязательно имеют общее происхождение; например, некоторые водоросли ближе к простейшим, чем к другим водорослям, и наоборот.

В частности, среди эвгленовых (см. далее эту главу), включающих около 40 родов водных одноклеточных организмов, для которых характерна помимо прочего гибкая богатая белками оболочка, называемая пелликулой, около трети родов имеют хлоропласты, поэтому их иногда считают «водорослями» или даже растениями. Однако в остальном они практически идентичны жгутиковым (тип Zoomastigina) — очень крупной и разнообразной группе простейших. Эти хлоропласты биохимически сходны с присутствующими у зеленых водорослей, отличающихся от эвгленовых почти по всем прочим признакам. Такое сходство, возможно, указывает на то, что предки зеленых водорослей и эвгленовых независимо друг от друга вступили в симбиоз с бактериями (возможно, близкими к *Prochloron*). Таким образом, несмотря на сходство хлоропластов, они должны относиться к

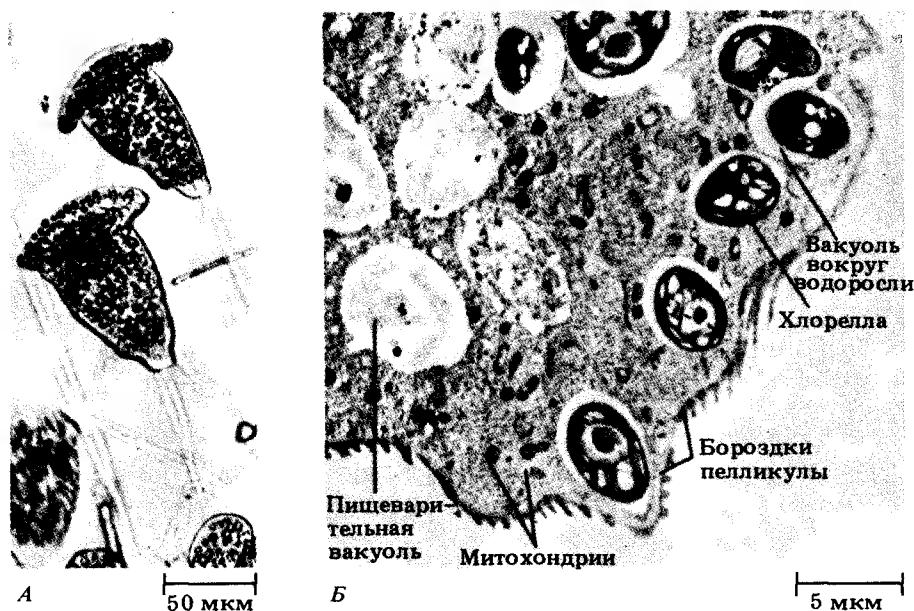


Рис. 14-3. Симбиоз у водорослей на примере одноклеточной зеленой водоросли хлореллы (*Chlorella*) (более подробно о ней см. гл. 15). А. Каждая колоколовидная клетка простейшего *Vorticella* содержит множество клеток симбиотической водоросли. Б. Электронная микрофотография *Vorticella*, содержащей клетки хлореллы. Каждая клетка водоросли находится в отдельной вакуоли, окруженной одной мембраной. Простейшее защищает водоросль, которая, возможно, синтезирует углеводы, используемые в пищу клеткой-хозяином

отдаленно родственным различным отделам царства протистов.

Возможно иное предположение, не меняющее наших представлений об эволюционных связях эвгленовых, согласно которому они приобрели хлоропласты зеленых водорослей, целиком заглатив клетки последних. В дальнейшем произошла постепенная утрата всех структур симбиотических зеленых водорослей, кроме хлоропластов и плазматической мембраны. Такая гипотеза могла бы объяснить, почему у эвгленовых хлоропласты окружены тремя мембранами, а не двумя, как у зеленых водорослей, хотя по другим признакам эти органеллы удивительно сходны.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ОТДЕЛОВ

В данной главе будут рассмотрены четыре отдела гетеротрофов и три отдела автотрофов. Гетеротрофы чрезвычайно разнообразны. Среди них хитридиомикеты и оомицеты имеют ценоцитные (многоядерные, но не разделенные перегородками) гифы, которые у некоторых оомицетов могут быть длинными и сильно разветвленными. Оомицеты образуют подвижные споры бесполого размножения (зооспоры) с двумя жгутиками — гладким и перистым (см. рис. 2-26), тогда как зооспоры хитридиомикетов имеют один гладкий задний жгутик. Миксомицеты, пока не размножаются, большую часть жизни проводят в виде текучего скопления цитоплазмы. Акразиомицеты — это амёбовидные организмы, не образующие жгутиковых клеток ни на одной стадии жизненного цикла. Характерные черты этих гетеротрофных отделов и автотрофных протистов приводятся в табл. 14-1.

Последние также довольно сильно различаются по строению жгутиков (если они есть) и биохимическим особенностям, в частности по составу пигментов, запасным веществам и компонентам клеточных стенок. Эти признаки (в том числе и для организмов, рассмотренных в гл. 15) представлены в табл. 14-1. Названия некоторым отделам водорослей даны по окраске преобладающих вспомогательных пигментов, которые маскируют зеленый цвет хлорофиллов. При фотосинтезе вспомогательные пигменты отдают энергию поглощенного ими света главным образом в фотосистему II. Среди

этих организмов обнаружено большое разнообразие запасных продуктов; у большинства это различные углеводы, часто вместе с липидами. На гетеротрофное происхождение автотрофных протистов указывает то, что некоторые роды хризифитов, динофлагеллят и эвгленовых регулярно захва-

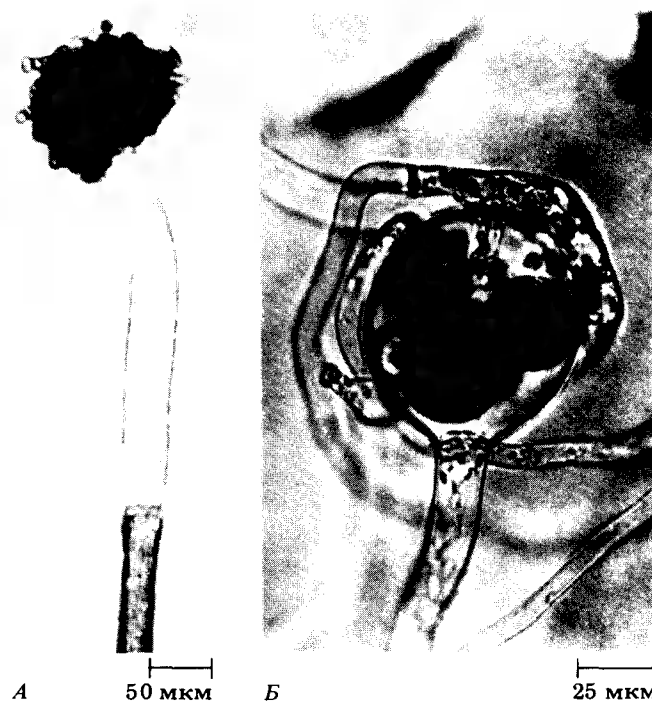


Рис. 14-4. *Achlya ambisexualis*, водная плесень с половым и бесполом размножением. А. Пустой спорангий с зооспорами, образовавшими цисты у его отверстия (отличительная черта *Achlya*). Б. Половые органы. Показано, как оплодотворяющие трубочки антеридия проникают через стенку оогония к яйцеклеткам

Таблица 14-1. Сравнительная характеристика 10 отделов протистов

Отдел	Число видов	Фотосинтетические пигменты	Запасные углеводы	Жгутики	Компоненты клеточной стенки	Среда обитания
Oomycota (водные плесени)	475	Нет	Гликоген	2; гладкий и перистый; только у репродуктивных клеток	Целлюлоза	Водные или нуждаются в воде
Chytridiomycota (хитридиомицеты)	750	Нет	Гликоген	1 задний гладкий; только у репродуктивных клеток	Хитин, другие полимеры	Водные
Acrasiomycota (клеточные слизевики)	70	Нет	Гликоген	Нет (амебоидное движение)	Нет	Наземные
Мухомycota (плазмодияльные слизевики)	450	Нет	Гликоген	2 гладких; только у репродуктивных клеток	Нет	Наземные
Chrysophyta (хризифиты)	6650	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>c</i> , каротиноиды, включая фукоксантин	Хризоламинарин	0, 1 или 2; апикальные, гладкие или перистые, равные или неравные	Нет или целлюлоза, у некоторых с кремнеземовыми чешуйками; кремнезем у диатомей	Морские и пресноводные
Pyrrhophyta (динофлагеллаты)	1100	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>c</i> , каротиноиды, включая перидинин	Крахмал	0 или 2 боковых перистых	Целлюлоза, другие вещества	Морские и пресноводные
Phaeophyta (бурые водоросли) ¹⁾	1500	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>c</i> , каротиноиды, включая фукоксантин	Ламинарин, маннитол	2 боковых, перистый направлен вперед, гладкий назад; только у репродуктивных клеток	Целлюлозный матрикс с альгиновыми кислотами (полисахаридами)	Почти все морские; очень обильны в холодных океанах
Rhodophyta (красные водоросли) ¹⁾	4000	Хлорофилл <i>a</i> , каротиноиды, фикобилины	Крахмал	Нет	Целлюлоза, пектиновые вещества, у многих карбонат кальция	Морские, некоторые пресноводные, много тропических видов
Chlorophyta (зеленые водоросли) ¹⁾	7000	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>b</i> , каротиноиды	Крахмал	0, 2 или больше; верхушечные или боковые, равные, гладкие	Полисахариды, иногда целлюлоза	В основном пресноводные, некоторые морские
Euglenophyta (эвгленовые)	800	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>b</i> , каротиноиды	Парамилон	От 1 до 3, верхушечные, перистые (с одним рядом боковых волосков)	Нет клеточной стенки; имеют белковую пелликулу	Большинство пресноводные

¹⁾ Отделы, состоящие в основном или целиком из многоклеточных организмов; описаны в гл. 15.

тывают твердые частицы пищи, как и представители многих отделов, которые не приобрели в ходе эволюции симбиотических хлоропластов.

Различные группы протистов накапливают в результате фотосинтеза весьма неодинаковые углеводы и липиды. У зеленых водорослей в хлоропластах накапливается крахмал (как и у их потомков — растений); у всех прочих групп запасные вещества откладываются в цитоплазме. У красных водорослей и динофлагеллат так запасается крахмал, у бурых водорослей — полиглюкозид *ламинарин*, имеющий другие связи между остатками глюкозы. В других отделах с хлорофиллом с основной запасной продукт — *хризоламинарин*, более полимеризованная форма *ламинарина*. Многие бурые водоросли накапливают также маннитол, спиртовое производное сахара маннозы. Эвгленовые синтезируют парамилон (полисахарид спиральной конфигурации) и этим резко отличаются от других отделов.

ОТДЕЛ ООМYCOTA

Отдел оомицетов с примерно 475 видами — весьма специфическая группа протистов. Клеточные стенки этих организмов образованы в основном целлюлозой или целлюлозоподобными полимерами, что резко отличает их от грибов. Хро-

мосомы оомицетов напоминают хромосомы большинства эукариот и совсем не похожи на высококонденсированные хромосомы грибов. Мейоз и митоз аналогичны этим процессам у других эукариот; присутствуют центриоли. Этот отдел охватывает от одноклеточных до сильно разветвленных ценоцитных нитчатых форм.

Многие виды оомицетов могут размножаться как половым, так и бесполом путем. Половое размножение, оогамия, включает образование *оогония*, содержащего множество яйцеклеток, и *антеридия* с многочисленными мужскими ядрами (рис. 14-4). Сингамия приводит к образованию зиготы с толстой стенкой (*ооспоры*), которая является покоящейся спорой; эта структура дала название всему отделу. Как уже упоминалось, бесполое размножение у оомицетов происходит посредством подвижных зооспор с двумя жгутиками — одним гладким, другим перистым.

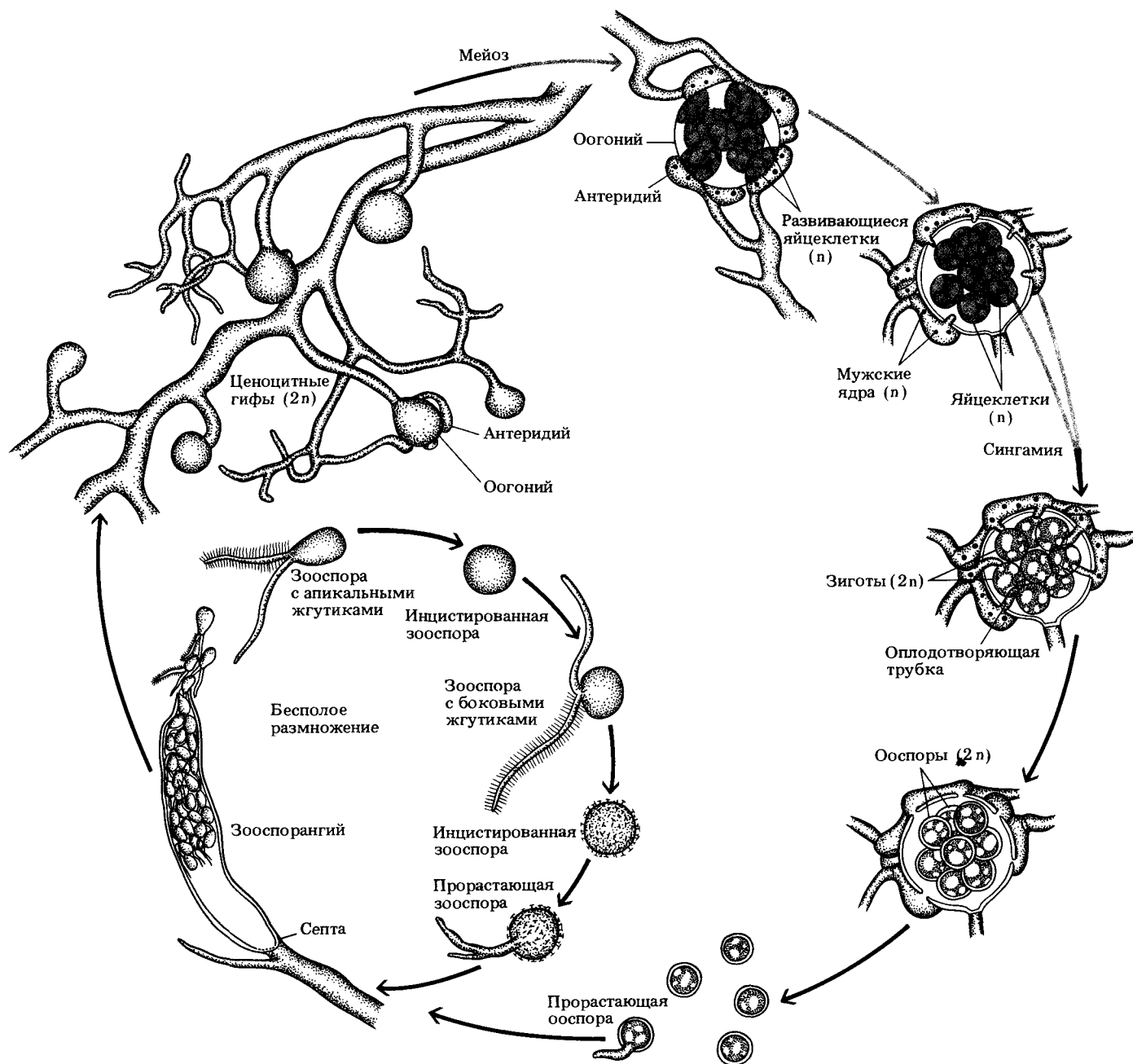
Крупная группа оомицетов — водные организмы. Ее представители, называемые водными плесенями, в изобилии обитают в пресной воде и легко могут быть выделены из нее. Многие из них сапробионты, но известны и паразиты, в том числе вызывающие болезни рыб и ее икры.

У некоторых водных плесеней (например, у *Saprolegnia*, рис. 14-5) половой процесс происходит путем образования мужских и женских половых органов на одной и той же осо-

Рис. 14-5. Жизненный цикл оомицета *Saprolegnia*. Мицелий этой водной плесени диплоидный. Размножение в основном бесполое. Двужгутиковые зооспоры выходят из зооспорангия, некоторое время плавают, а затем превращаются в цисту. Каждая из них в конечном итоге дает начало вторичной зооспоре, которая также инцистируется, а затем прорастает, давая начало новому мицелию.

При половом размножении оогонии и антеридии образуются на одной и той же гифе. Внутри них происходит мейоз. Оогонии — это разросшиеся клетки, в которых образуется несколько сферических яйцеклеток. Антеридии развиваются из верхушек других нитей той же особи и содержат многочисленные мужские ядра. При созревании антеридии растут по направлению к оогониям и образуют проникающие в них опло-

творяющие трубочки. Мужские ядра движутся по этим трубочкам к женским ядрам и сливаются с ними, в результате чего возникает толстостенная зигота — ооспора. Прорастая, она развивается в гифу, которая затем образует зооспорангий, и цикл начинается снова.



би, т. е. эти организмы *гомоталломны*. Другие виды (например, в роде *Achlya*, рис. 14-4) *гетероталломны*, т. е. мужские и женские половые органы развиваются на разных экземплярах, а если на одном, то генетически процесс само-

оплодотворения невозможен. Как *Saprolegnia*, так и *Achlya* могут размножаться бесполом и половым путями.

Другая группа оомицетов является в основном сухопутной, хотя организмы в присутствии капельно-жидкой воды

также образуют подвижные зооспоры. Сюда относится порядок *Peronosporales*, несколько представителей которого имеют важное экономическое значение. Как сказал С. Дж. Алексопулос: «По крайней мере два из них приложили руку, или, точнее говоря, гифы к формированию хозяйственной истории существенной части человечества».

Вид *Plasmopara viticola* вызывает заболевание, называемое ложной мучнистой росой винограда, или милдью. Эта болезнь была случайно занесена во Францию в конце 1870-х гг. на американской виноградной лозе, которая импортировалась из-за устойчивости к другим болезням, и вскоре поставила под угрозу все виноделие этой страны. Борьба с милдью, наконец, увенчалась успехом благодаря счастливому случаю и внимательным наблюдениям. Крестьяне в окрестностях Медока обычно опрыскивали свои виноградные посадки вдоль дорог смесью медного купороса и извести с неприятным вкусом, чтобы гроздья не обрывали прохожие. Профессор из университета в Бордо, изучавший проблему милдью, заметил, что такие растения не заболевают. После совещания с владельцами виноградников он приготовил особую смесь химикатов, названную бордосской жидкостью, которая стала широко применяться с 1882 г. Это первый химический препарат, использованный для борьбы с болезнями растений.

Другой экономически важный представитель оомицетов — род *Phytophthora* (что по-гречески означает «разрушитель растений»), включающий 35 видов и являющийся особенно злостным фитопатогеном, поскольку в широких мас-

штабах поражает многие сельскохозяйственные культуры, включая какао, ананасы, томаты, каучуконосы, папайю, лук, землянику, яблони, сою, табак и цитрусовые. Хорошо известный представитель этого рода — *Phytophthora cinnamomi*, обитающий в почве, несколько лет назад уничтожил или сделал неурожайными миллионы авокадовых деревьев в южной Калифорнии и других местах. Он также погубил десятки тысяч гектаров ценных посадок эвкалиптов в Австралии. Зооспоры *P. cinnamomi* привлекаются к поражаемым растениям химическими выделениями их корней. Этот оомицет образует устойчивые споры, сохраняющиеся до шести лет во влажной почве. Сейчас ведутся интенсивные селекционные работы по созданию устойчивых к нему сортов авокадо и других культур.

Однако больше всего «прославился» вид *Phytophthora infestans* (рис. 14-6) — возбудитель фитофтороза картофеля, ставший причиной тяжелого голода в Ирландии в 1846 — 1847 гг. Население страны, увеличившееся между 1800 и 1845 гг. с 4,5 до 8,5 млн. человек, сократилось в результате этого бедствия до 6,5 млн. в 1851 г. Около 800 тыс. жителей погибло от истощения, остальные эмигрировали, в основном в США. Практически все посадки картофеля в Ирландии погибли летом 1846 г. в течение одной недели, что явилось катастрофой для местных крестьян, питавшихся почти исключительно картофелем из расчета 4–6 кг в день на взрослого человека (такой рацион был необходим для получения достаточного для нормальной жизнедеятельности количества белка).

Другой представитель этого отдела — «голубая плесень» (*Peronospora hyoscyami*) — причинил в 1979 г. табачным плантациям США и Канады убыток примерно в четверть миллиарда долларов. Этот вид распространяется многоядерными спорами, легко переносимыми по воздуху. В будущем можно предполагать возрастание числа подобных эпидемий, так как генетическая изменчивость многих культур сужается. Эта проблема будет обсуждаться в гл. 30.

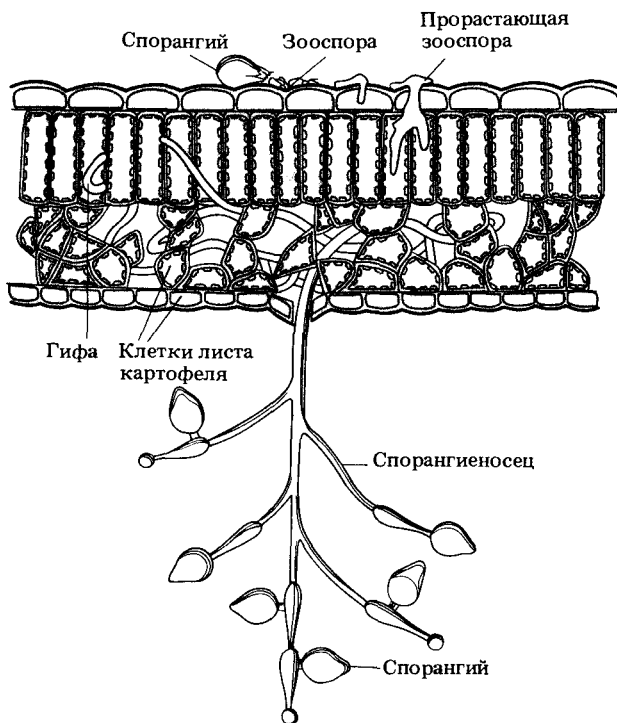


Рис. 14-6. *Phytophthora infestans*, возбудитель фитофтороза картофеля.

Клетки листа показаны серым цветом. В присутствии воды при низкой температуре зооспоры выходят из спорангиев и плывут до места прорастания (как показано здесь) или же сами спорангии прорастают ростковой трубкой



Рис. 14-7. *Chytridium confervae*, широко распространенный хитридиомицет (снимок сделан с помощью оптической системы Номарски). Заметны тонкие, распространяющиеся вниз ризоиды

ОТДЕЛ CHYTRIDIOMYCOTA

Хитридиомикеты, включающие около 750 видов, обитают главным образом в воде. Эти организмы чрезвычайно разнообразны по форме, природе своих половых процессов, а также жизненным циклам. Их клеточные стенки образованы в основном хитином, хотя в них встречаются и другие полимеры. Митоз и мейоз, насколько известно, аналогичны протекающим у оомицетов. Все хитридиомикеты являются ценоцитными, но при созревании у них появляется несколько септ.

Основная характерная черта хитридиомикетов — единственный гладкий задний жгутик их подвижных клеток (зооспор и гамет). Эта особенность позволяет выделять их

среди прочих протистов и указывает на родство между различными формами, объединяемыми в данный отдел.

Некоторые хитридиомикеты — простые одноклеточные организмы, не образующие мицелия. У них все тело в подходящее время становится репродуктивной структурой. Другие имеют тонкие ризоиды для прикрепления к субстрату (рис. 14-7). Различные виды хитридиомикетов паразитируют на водорослях, водных оомицетах, спорах, пыльцевых зернах и других частях сосудистых растений; другие, будучи сапробионтами, обитают, например, на мертвых насекомых.

Род *Coelotomycetes* объединяет облигатных паразитов личинок москитов и других двукрылых. Его жизненный цикл напоминает цикл ржавчинных грибов, так как происходит со сменой хозяев — мелких водных рачков из отряда веслоногих

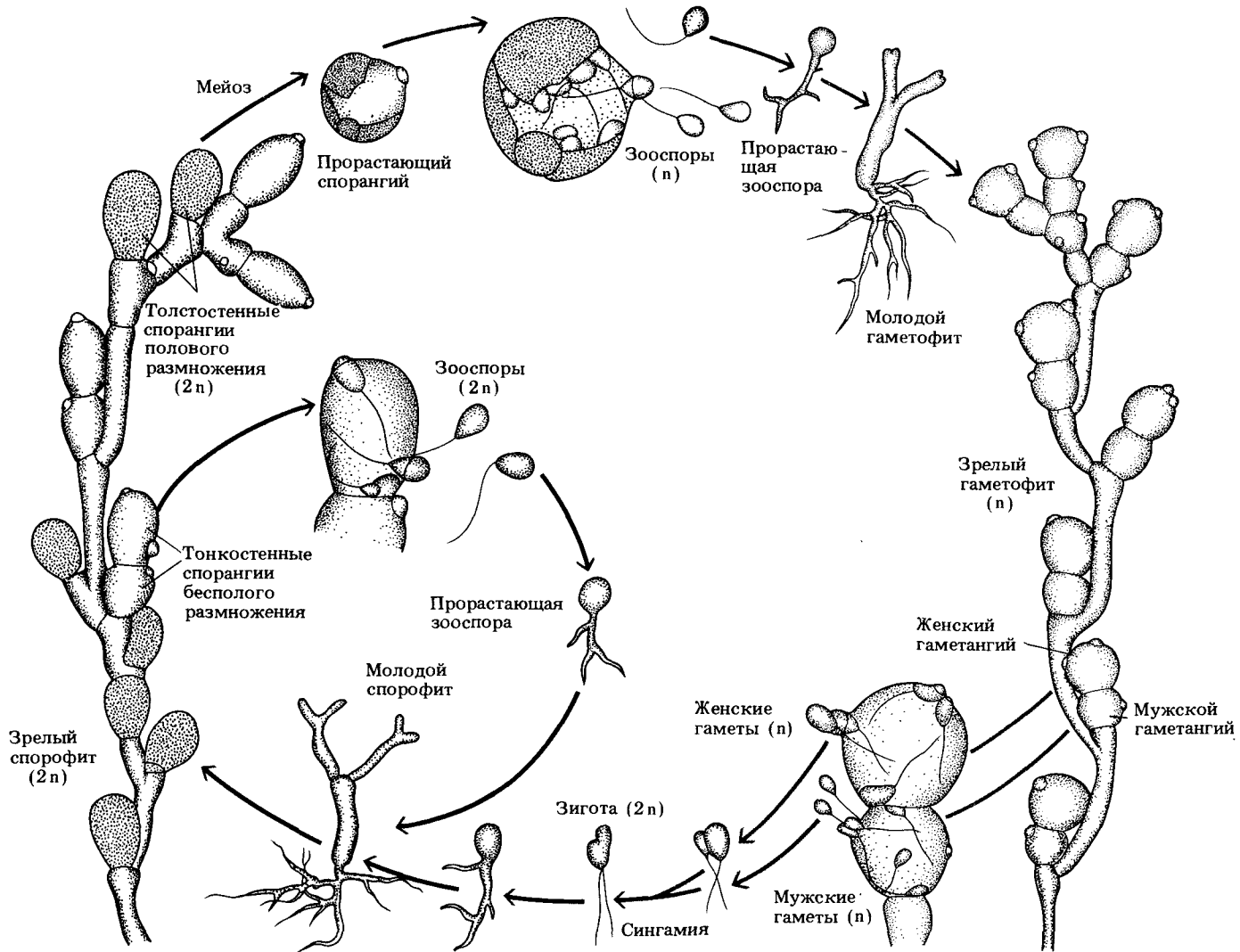


Рис. 14-8. У хитридиомикета *Allomyces arbusculus*, чей жизненный цикл представлен на рисунке, происходит чередование изоморфных поколений. Гаплоидные и диплоидные особи неразличимы до начала формирования органов размножения. На гаплоидных образуются примерно равное число бесцветных женских и оранжевых мужских гаметангиев.

Мужские гаметы привлекаются гормоном сиренином, выделяемым в два раза более крупными женскими гаметами. Зигота теряет жгутики и прорастает, давая диплоидный организм. Этот спорофит образует два типа спорангиев: (1) бесполое — бесцветные тонкостенные структуры, высвобождающие диплоидные зооспоры, которые в свою

очередь прорастают снова в диплоидное поколение; (2) половые — толстостенные красновато-бурые структуры, способные выдержать суровые условия среды. После периода покоя в них происходит мейоз, и возникают гаплоидные зооспоры. Эти зооспоры развиваются в гаплоидные особи, которые, созревая, образуют гаметангии

и личинок насекомых. *Coelotomycetes* сейчас изучается как возможное средство биологической борьбы с москитами.

Строение и размножение других хитридиомицетов гораздо сложнее. Рассмотрим, например, жизненный цикл рода *Allomyces*. У некоторых его видов происходит чередование изоморфных поколений (см. рис. 14-8), у других — гетероморфных, когда гаплоидные и диплоидные особи неодинаковы. Чередование поколений характерно для растений и многих водорослей, но среди прочих живых существ обнаружено только в роде *Allomyces*, в другом близко родственном ему роде хитридиомицетов (см. рис. 10-10), а также у очень большого числа гетеротрофных протистов, не рассматриваемых в этой книге. С точки зрения морфологии, физиологии, цикла развития, а также половых гормонов *Allomyces* является одним из наиболее изученных протистов.

ОТДЕЛ ACRASIOMYCOTA

Клеточные слизевики — группа из 65 видов, объединяемых в несколько родов, — возможно, ближе к корненожкам (тип Rhizopoda), чем к другим организмам. В противоположность грибам их клеточная стенка богата целлюлозой, а митоз сопровождается исчезновением ядерной оболочки; имеются центриоли. Один из представителей этого отдела *Dictyostelium discoideum* обсуждался в гл. 8 в качестве модели клеточной дифференцировки. У этого и других видов акразиомицетов амёбы (миксамёбы) сохраняют свою индивидуальность, даже агрегируясь на определенной стадии жизненного цикла с образованием «слизистого» псевдоплазмодия (рис. 14-9). Миксамёбы могут также по отдельности инцистироваться (формировать микроцисты) и в такой форме переживать краткие периоды засухи или голода.

Бесполое размножение спорами — обычное явление среди клеточных слизевиков. Часто наблюдается и половое размножение с участием макроцист. У *Dictyostelium discoideum*, например, макроцисты являются несколько уплощенными, неправильно округлыми до эллиптических многоклеточными структурами диаметром 25—50 мкм (рис. 14-10). В процессе их образования пары гаплоидных амёб сначала сливаются, давая зиготы, которые затем привлекают и захватывают амёб, находящихся поблизости. Возникающие агрегаты меньше, чем в случае формирования «слизей», и имеют скорее округлые, а не продолговатые очертания. Каждая макроциста окружена тонкой мембраной, выделяемой амёбами. Позднее вся группа клеток внутри мембраны покрывается толстой клеточной стенкой, богатой целлюлозой. В макроцисте зигота (единственная в жизненном цикле диплоидная клетка) проходит перед прорастанием мейоз и несколько митотических делений, в результате чего образуются и выходят наружу новые гаплоидные амёбы.

Клеточные слизевики считались раньше редкостью. В 1933 г. К. Рейпер открыл *Dictyostelium discoideum*; его дальнейшие исследования этого организма привлекли большое внимание к этой группе. Сейчас известно, что она включает обычных обитателей большинства почв и особенно лесной подстилки, где они питаются бактериями. Как и большая часть различных типов организмов, акразиомицеты лучше представлены в тропиках, чем в умеренной зоне. Клеточных слизевиков легко выделять и культивировать. Они оказались прекрасным экспериментальным материалом для изучения клеточной дифференцировки и молекулярной биологии (см. с. 124—125).

В 1982 г. Д. Уодделл из Принстонского университета описал необычное свойство разводимого в культуре хищного

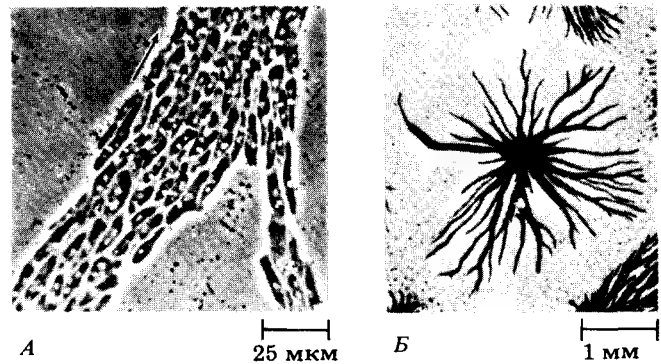


Рис. 14-9. *Dictyostelium discoideum*. А. Агрегация миксамеб. Заметно, что каждая амёба сохраняет свою индивидуальность. Стрелка указывает направление, в котором движется поток миксамеб. Б. Общий вид большого количества агрегировавших амёб при малом увеличении

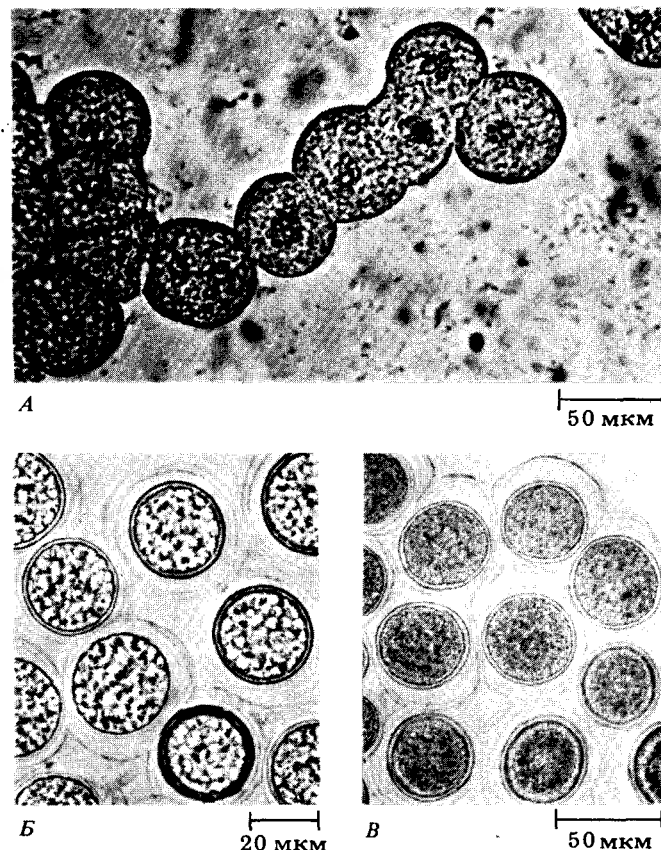


Рис. 14-10. Процесс образования макроцисты у *Dictyostelium mucoroides*. А. Каждая зигота, или гигантская клетка, начинает поглощать находящиеся вокруг амёбы. Б. Гигантские клетки поглотили всех амёб и покрылись целлюлозной стенкой. В. Зрелые макроцисты; на этой стадии их содержимое кажется однородным

акразиомицета *Dictyostelium caveatum*, которого он выделил из экскрементов летучих мышей в пещере Бланчард-Спрингс в шт. Арканзас. Амебы этого вида образовывали общие агрегаты с амебами всех испытанных видов клеточных слизевиков, подавляли их развитие и поедали, формируя в конечном итоге плодовые тела, состоящие только из клеток своего вида.

ОТДЕЛ МУХОМУСОТА

Этот отдел объединяет плазмодиальных слизевиков, или миксомицетов, — всего около 450 видов, — по-видимому, не имеющих прямых связей ни с клеточными слизевиками, ни с другими группами протистов. В подходящих условиях миксомицеты существуют в виде тонкой текучей массы протоплазмы, передвигающейся как амеба. Лишенная клеточной стенки, эта «голая» протоплазма называется *плазмодием*. Плазмодии, перемещаясь, поглощают и переваривают бактерий, дрожжевые клетки, споры грибов и мелкие частицы разлагающихся растений и животных. Успешное культивирование плазмодиев в среде без оформленных частиц пищи позволяет предполагать, что они могут питаться и путем абсорбции.

Плазмодий может достигать массы 20—30 г, но поскольку распространяется чрезвычайно тонким слоем, то это количество может покрыть поверхность в несколько квадратных метров (см. рис. 10-5, А). Он содержит много ядер, не разделенных клеточными стенками. По мере роста происходит многократное синхронное их деление. Имеются центриоли, и митоз обычный, но хромосомы очень мелкие.

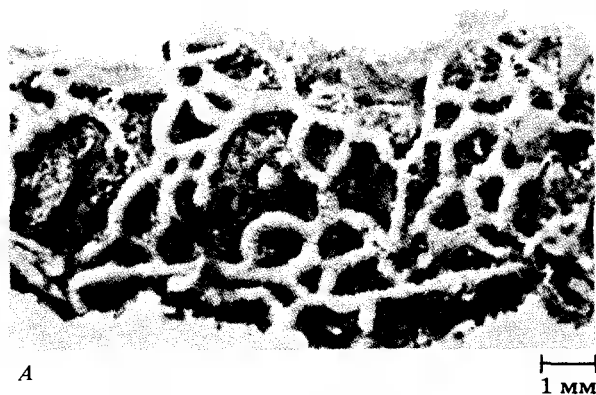
Как правило, движущийся плазмодий напоминает по форме веер с текучими протоплазматическими трубочками, которые толще у его основания, а к наружному краю ветвятся и утончаются. Эти трубочки образованы слегка затвердевшей протоплазмой, сквозь которую быстро перете-

кает ее более жидкая фракция. Передний край плазмодия представлен тончайшей пленкой геля, отделенного от субстрата только плазматической мембраной и слизистой оболочкой неизвестного химического состава.

Рост плазмодия продолжается, пока достаточно влаги и пищи. Обычно, если одного из этих факторов не хватает, плазмодий мигрирует из «кормового участка». Тогда его можно заметить пересекающим дороги, лужайки, взбирающимся на деревья и в других самых неожиданных местах. У многих видов прекративший движение плазмодий разделяется на большое число мелких бугорков, одинаковых по объему и размеру, поэтому их образование, вероятно, контролируется химически плазмодием. Каждый бугорок образует зрелый спорангий, обычно на верхушке стебелька; этот спорангий часто имеет сложную форму (рис. 14-11, В, Г). Мейоз происходит в молодых диплоидных спорах после их отделения друг от друга с образованием стенки. При этом возникают четыре ядра, три из которых распадаются, и остается спора с одним гаплоидным ядром. У некоторых представителей миксомицетов отдельный спорангий не образуется, а плазмодий может развиваться либо в *плазмодиокарп* (рис. 14-11, А), сохраняющий форму плазмодия, либо в *эталлий* (рис. 14-11, Б), т. е. крупный бугорок, являющийся по существу единственным спорангием.

Споры миксомицетов устойчивы к экстремальным условиям внешней среды, некоторые из них способны прорасти после 60-летнего хранения в лаборатории. Таким образом, образование спор обеспечивает здесь не только генетическую рекомбинацию, но и переживание неблагоприятных периодов.

При подходящих условиях споры раскрываются и из них выходит протопласт, остающийся амебоидным или формирующий один-два гладких жгутика. Две эти формы могут легко превращаться друг в друга. Амебы питаются бактериями и органикой, размножаясь митотически. Если источники



А

1 мм

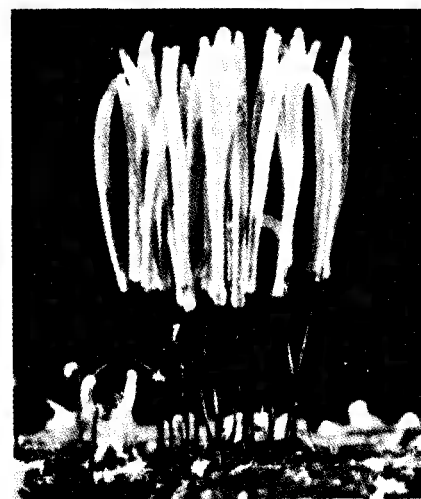


Б

5 мм



В



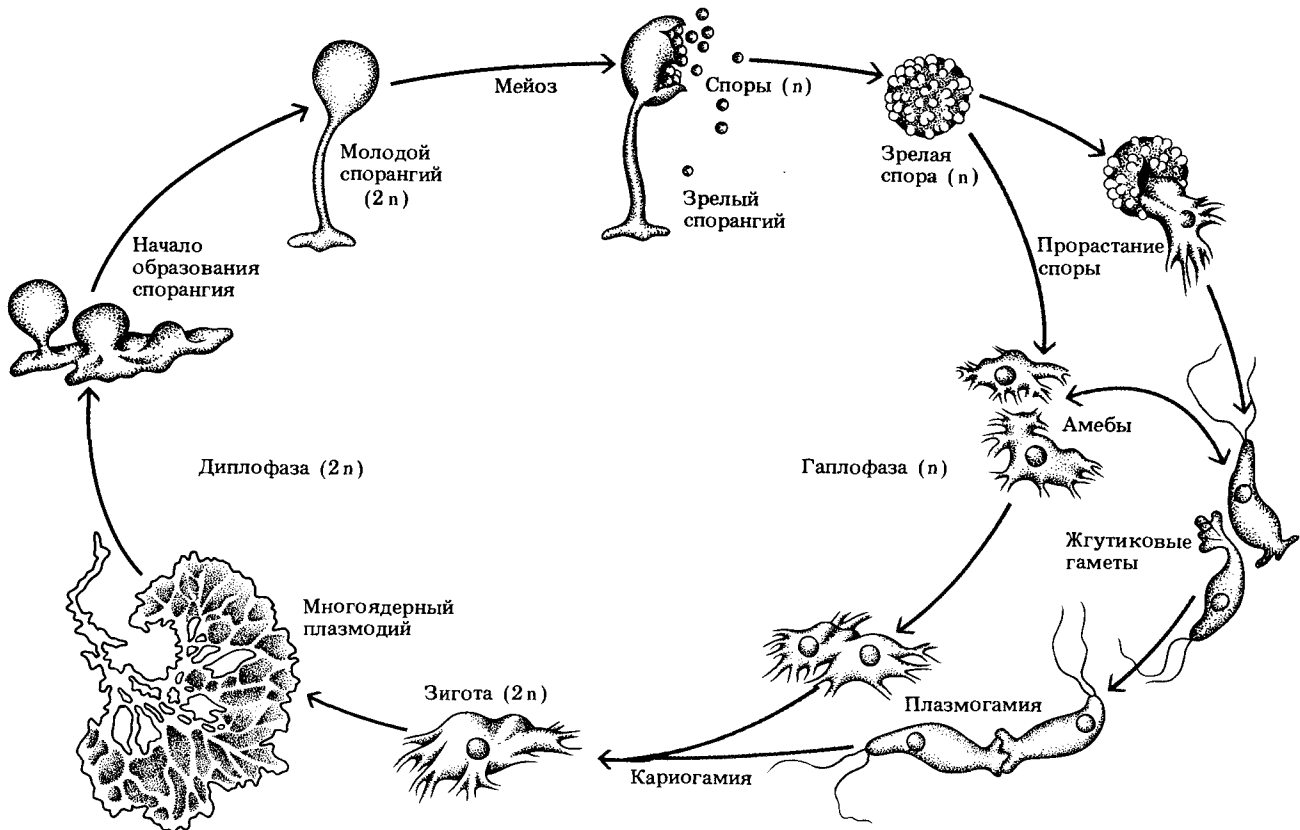
Г

Рис. 14-11. Спорообразующие структуры миксомицетов. А. Плазмодиокарп у *Hemitrichia serpula*. Б. Эталлий *Lycogala* на коре дерева. В. Спорангий *Arcyria cineria*. Г. Спорангии *Stemonitis splendens*

Рис. 14-12. Жизненный цикл типичного миксомицета. Половое размножение плазмодимальных слизевиков включает три различные стадии: плазмогамия, кариогамия и мейоз. Плазмогамия заключается в объединении двух протопластов, в результате чего два гаплоид-

ных ядра оказываются в одной клетке. Кариогамия — слияние этих двух ядер, приводящее к образованию диплоидной зиготы и началу так называемой диплофазы жизненного цикла. Плазмодий — это многоядерная, свободно перетека-

ющая масса протоплазмы, способная пройти через шелковую ткань или фильтровальную бумагу практически без изменений. Мейоз возобновляет гаплоидное состояние, и начинается гаплофаза цикла



пищи исчерпаны или условия неблагоприятны, они могут прекращать движение и округляться, выделяя тонкую стенку, т. е. образуя микроцисту. Эти микроцисты сохраняют жизнеспособность в течение года и более и возобновляют активность при улучшении условий.

После периода роста из амеб образуется плазмодий. Этот процесс регулируется целым рядом факторов, включая возраст клеток, условия среды, плотность популяции амеб и химические стимуляторы, роль которых аналогична описанной в случае клеточного слизевика *Dictyostelium discoideum* (см. с. 124—1125). Один из способов образования плазмодия — слияние гамет, которые обычно генетически различны и происходят от разных гаплоидных спор. По существу это просто амебы или жгутиковые клетки, выступающие в новой роли. У некоторых видов и штаммов плазмодий может возникать и из отдельной амебы; в этом случае он обычно гаплоиден, как и амеба, давшая ему начало.

Жизненный цикл типичного плазмодимального слизевика представлен на рис. 14-12.

ОТДЕЛ CHRYSOPHYTA

Хризифиты — это автотрофные, одноклеточные организмы, в изобилии представленные в пресной и морской воде по всему миру. Они содержат хлорофиллы *a* и *c*, цвет которых

часто маскируется (у золотистых и диатомовых водорослей) вспомогательным пигментом фукоксантином, относящимся к каротиноидам. Запасной углевод хризифитов называется хризоламинарином; часто он накапливается в виде крупного зерна вблизи заднего конца клетки. Клетки хризифитов могут не иметь или иметь клеточную стенку; в последнем случае она образована в основном целлюлозой и покрыта выступающими чешуйками или у многих представителей отдела панцирем из кремнезема. Представители одного из трех классов хризифитов — *Xanthophyceae* — содержат пигмент вошериксантин, родственник фукоксантину. Организмы этого класса обычно яркого желто-зеленого цвета.

Хлоропласты хризифитов биохимически и структурно аналогичны таковым у бурых водорослей (см. гл. 15) и динофлагеллат. Можно предполагать, что эти органеллы у всех трех групп произошли от одной и той же формы бактерий. До сих пор бактерий с точно такими же признаками не обнаружено, но описанный в 1983 г. в Университете шт. Индиана вид *Heliobacterium chlorum*, возможно, близок к предшественникам хлоропластов. Это облигатный анаэроб буроватого цвета, способный к азотфиксации. Другое биохимическое сходство хризифитов и бурых водорослей состоит в запасании полисахарида ламинарина (или его более полимеризованной формы хризоламинарина) вне хлоропластов; кроме того, бурые водоросли накапливают маннитол.

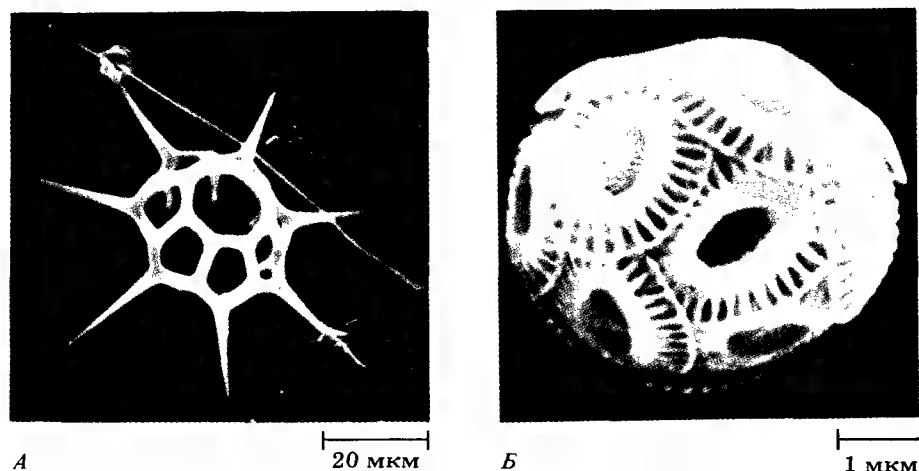


Рис. 14-13. Микрофотографии (сканирующий электронный микроскоп) двух родов морских золотистых водорослей. А. *Distephanus speculum*, вид холодных вод с кремнеземовым скелетом внутри амебоидного протопласта, содержащего множество мелких хлоропластов. Б. Вид рода *Gephyrocapsa*, включающего исключительно мелких представителей группы, называемой кокколитофориды. Хотя эти организмы довольно обильны в нанопланктоне, они настолько малы, что их невозможно поймать стандартной планктонной сетью. Они также растворяются в кислых фиксаторах, поэтому их трудно обнаружить и исследовать

Неравные жгутики хризифитов и бурых водорослей сходны (см. рис. 2-26). Высказываются мнения о возможности объединения этих организмов в один отдел.

Хлоропласты динофлагеллят (отдел Pyrrophyta) биохимически и структурно аналогичны имеющимся у хризифитов и бурых водорослей. Однако динофлагелляты отличаются от этих групп во многих других отношениях, поэтому наличие у них общего предка кажется очень маловероятным. Сходство между тремя отделами, возможно, объясняется тем, что хлоропласты обеих эволюционных линий возникли из одной и той же группы бактерий. Никаких других прямых взаимосвязей между ними нет.

Класс Chrysophyceae

Этот крупнейший класс хризифитов — золотистые водоросли — включает около 500 видов (рис. 14-13). До недавнего времени его считали в основном пресноводной группой, но оказалось, что золотистые водоросли вносят значительный вклад в продуктивность морского планктона, особенно нанопланктона.

Многие золотистые водоросли лишены отчетливой кле-

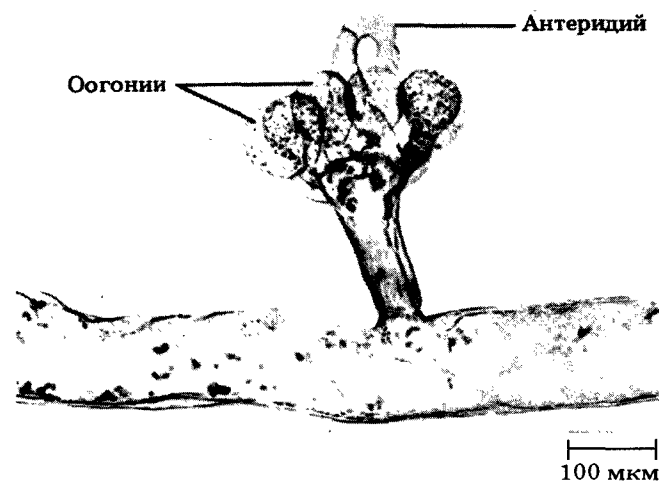


Рис. 14-14. *Vaucheria* («водяной войлок») — ценоцитный нитчатый представитель хризифитов. *Vaucheria* — оогамный организм, образующий оогонии и антеридии. Антеридий, показанный на рисунке, пуст

точной стенки, но имеют кремнезёмовые чешуйки или скелетные элементы, которые могут быть наружными или внутренними и часто сложно структурированы. Большинство представителей этого класса — одноклеточные формы со жгутиками, хотя некоторые жгутиков лишены и иногда сходны с амёбами. Эти амёбоидные клетки отличаются от корненожек только присутствием хлоропластов, и обе группы, возможно, близкородственны. Некоторые золотистые водоросли действительно захватывают бактерии и другие органические частицы. У видов этой группы в клетке обычно один или два крупных хлоропласта; вблизи заднего конца клетки часто накапливается объёмистая хризоламининовая гранула. Размножение у большинства золотистых водорослей бесполое с помощью зооспор. Некоторые виды образуют колонии.

Класс Xanthophyceae

Организмы этого класса (желто-зеленые водоросли), включающего 550 видов, имеют характерную окраску, давшую название всей группе. Они сходны с золотистыми водорослями присутствием у многих видов хлорофилла *c*, а отличаются отсутствием фукоксантина. Желто-зеленые водоросли в основном неподвижные существа, хотя некоторые из них имеют амёбоидную форму или жгутики, как и их гаметы.

Широко известен в этом классе род *Vaucheria* («водяной войлок») — ценоцитная, слабо ветвящаяся, нитчатая водоросль. Она размножается как бесполым путем, образуя крупные сложные многожгутиковые зооспоры, так и половым — оогамно (рис. 14-14). *Vaucheria* распространена в пресных, солоноватых и морских водах. Часто ее можно обнаружить на периодически затопляемом прибрежном иле.

Класс Bacillariophyceae

Эти организмы, называемые диатомовыми водорослями (диатомеями), в большинстве своем одноклеточные. Они являются исключительно важным компонентом фитопланктона и главным источником пищи для пресноводных и морских животных (рис. 14-15). Предполагают, что этот класс объединяет около 5600 живущих ныне видов. Если учитывать и вымершие формы, то диатомовые насчитывают по крайней мере 40 000 видов, причем их видовое разнообразие иногда огромно на очень малом пространстве. Например, в двух мелких образцах ила из океана вблизи Бьюфорта (Се-



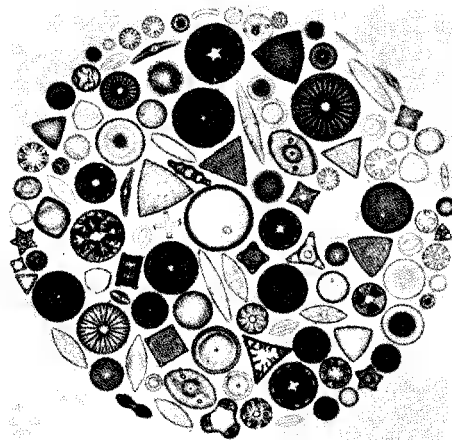
Рис. 14-15. Участок пушистого скопления, образованного переплетенными цепочками диатомовых двух видов рода *Rhizosolenia*. Скопления такого рода часто обильны в бедных питательными веществами океанических водах; водоросли, представленные на снимке, получены из центра северной части Тихого океана. В вакуолях диатомей в большом количестве обитают симбиотические азотфиксирующие бактерии. Такое сосуществование вносит очень важный вклад в продуктивность вод, бедных питательными веществами

верная Каролина) было определено 369 видов. Большинство диатомовых входит в состав планктона, но некоторые обитают на дне, других водорослях или растениях как в пресной, так и в морской воде.

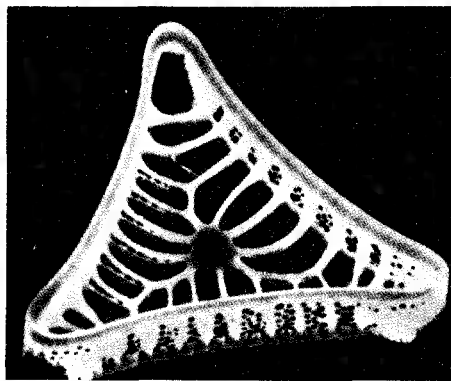
Диатомовые отличаются от других хризифитов отсутствием жгутиков (исключение — мужские гаметы некоторых видов) и уникальными панцирями, или клеточными стенками. Эти тонкие двусторчатые панцири образованы полимерным опаловым кремнеземом ($\text{SiO}_2 \times n\text{H}_2\text{O}$), причем створки вставляются одна в другую. Тонкая орнаментация панцирей, используемая для определения видов диатомей, традиционно применяется микроскопистами для проверки качества оптических приборов. Электронная микроскопия показала, что тонкие линии на этих панцирях на самом деле образованы большим числом мельчайших, замысловатой формы впадин, пор или канальцев, связывающих живую протоплазму внутри раковин с внешней средой (рис. 14-16). Наиболее характерная особенность протопласта диатомей — буроватые пластиды, содержащие хлорофиллы *a* и *c*, а также фукоксантин. Размножение диатомовых в основном бесполое — путем деления клетки (рис. 14-17).

На основе симметрии различают два типа диатомовых: *пеннатные* (двусторонне симметричные, рис. 14-16, Г) и *центрические* (радиально симметричные, рис. 14-16, Б) формы. Центрические диатомеи наиболее многочисленны в морской воде. Половой процесс у них (если присутствует) представлен оогамией. Мужские гаметы могут иметь один перистый жгутик (единственные жгутиковые клетки в жизненном цикле диатомовых). У пеннатных диатомей половое размножение относится к изогамии, причем обе гаметы не несут жгутиков.

Хотя большинство видов диатомовых автотрофы, некоторые из них могут становиться гетеротрофами и существовать, поглощая органический углерод. Это в основном пеннатные диатомеи, обитающие на относительно мелких

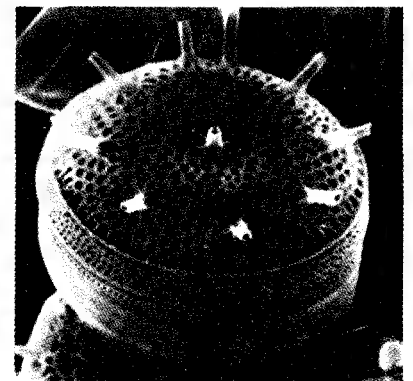


А



Б

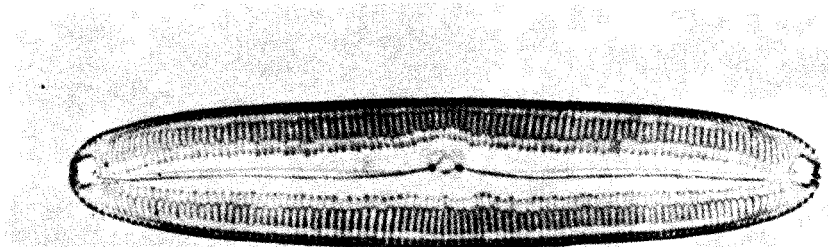
30 мкм



В

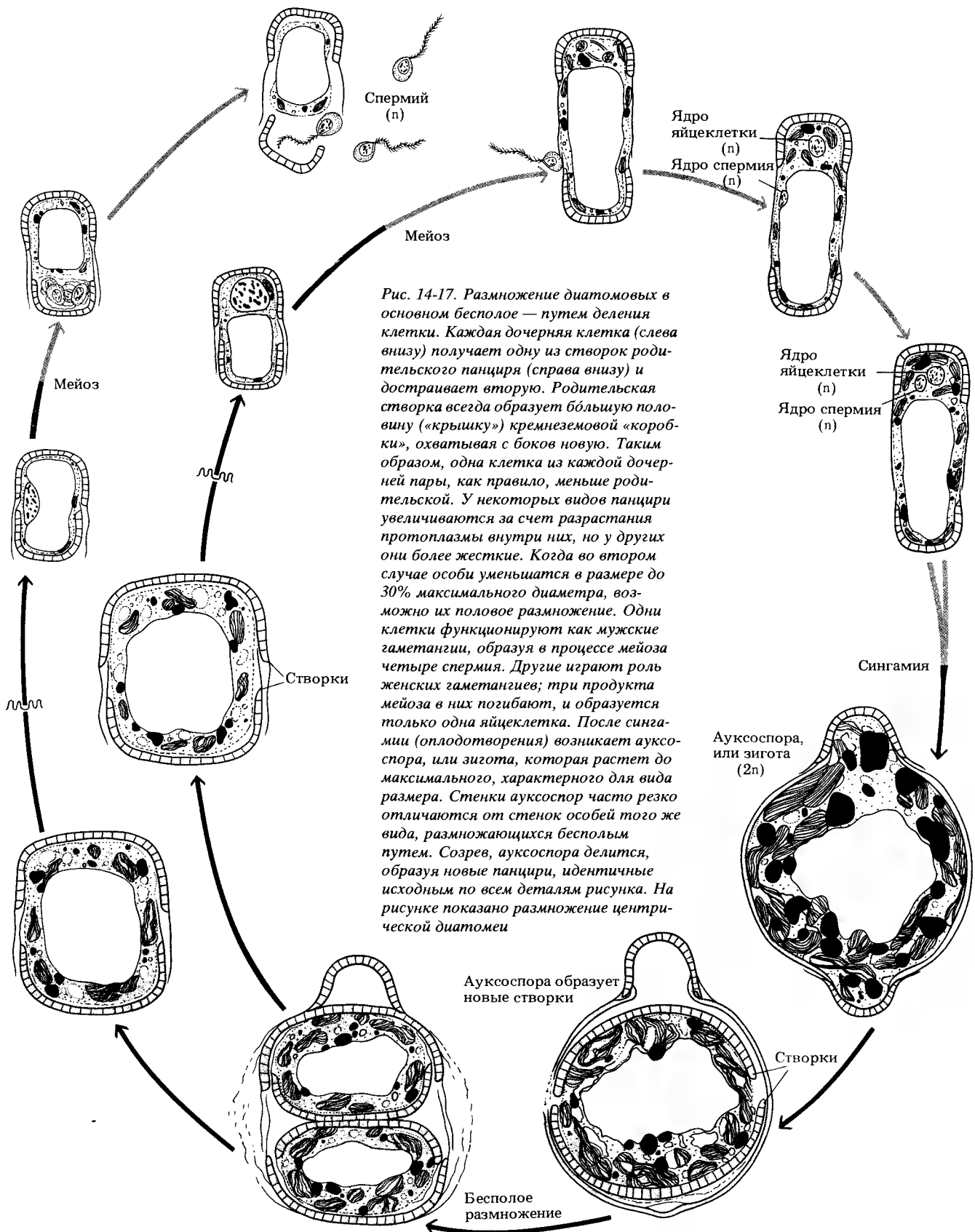
2.5 мкм

Рис. 14-16. А. Некоторые морские диатомовые под световым микроскопом. Сделанные в сканирующем электронном микроскопе фотографии створки панциря *Entogonia* (Б) и центрической диатомеи *Thalassiosira nordenskiöldii* (В). Г. Пеннатная диатомея *Pinnularia* под световым микроскопом



Г

25 мкм



участках морского дна. Несколько видов — облигатные гетеротрофы, лишённые хлорофилла и не способные к фотосинтезу. С другой стороны, некоторые диатомовые, без характерных для класса панцирей, живут симбиотически в крупных морских простейших (фораминиферах), обеспечивая своего хозяина органическим углеродом.

Несмотря на отсутствие жгутиков и других локомоторных органелл, многие виды пеннатных диатомей подвижны. Это движение связано с тонко регулируемой секрецией веществ в ответ на самые разнообразные физические и химические воздействия. По-видимому, вдоль средней оси створок всех подвижных диатомовых проходит так называемый шов, который по существу является двумя порами, связанными с тонкой, сложно устроенной щелью в панцире. Многие неподвижные диатомей прикрепляются друг к другу своими панцирями, образуя длинные нити (рис. 14-15). Шов как локомоторное приспособление, вероятно, возник в процессе эволюции путем изменения апикальных пор, выделяющих вещества для скрепления неподвижных диатомовых в такие нити.

Диатомея движется в ответ на внешние механические раздражения, свет, тепло, токсины с помощью примыкающих к шву сократительных пучков. Их сокращение вызывает движение обезвоженных кристаллических тел в область резервуаров вблизи пор шва. Отсюда эти кристаллические тела выбрасываются в поры. Здесь они поглощают воду и набухают, превращаясь в скрученные фибриллы. Фибриллы движутся вдоль шва, пока не соприкоснутся с какой-либо поверхностью, немедленно прилипают к любому субстрату и затем сокращаются. Если объект, к которому они прикрепилась, достаточно крупный, то диатомея притягивается к нему, оставляя след секретированного вещества, подобно улитке, которая выделяет слизь. Если объект мал, он перемещается вдоль шва, а диатомея остается на месте. Однако подвижные диатомовые обычно находятся в покое. Они могут передвигаться лишь на ограниченное расстояние, так как в каждый момент времени запас кристаллических тел, необходимых для локомоции, лимитирован.

Кремнеземовые панцири диатомей накапливались миллионы лет, образуя мелкозернистый рыхлый порошок,

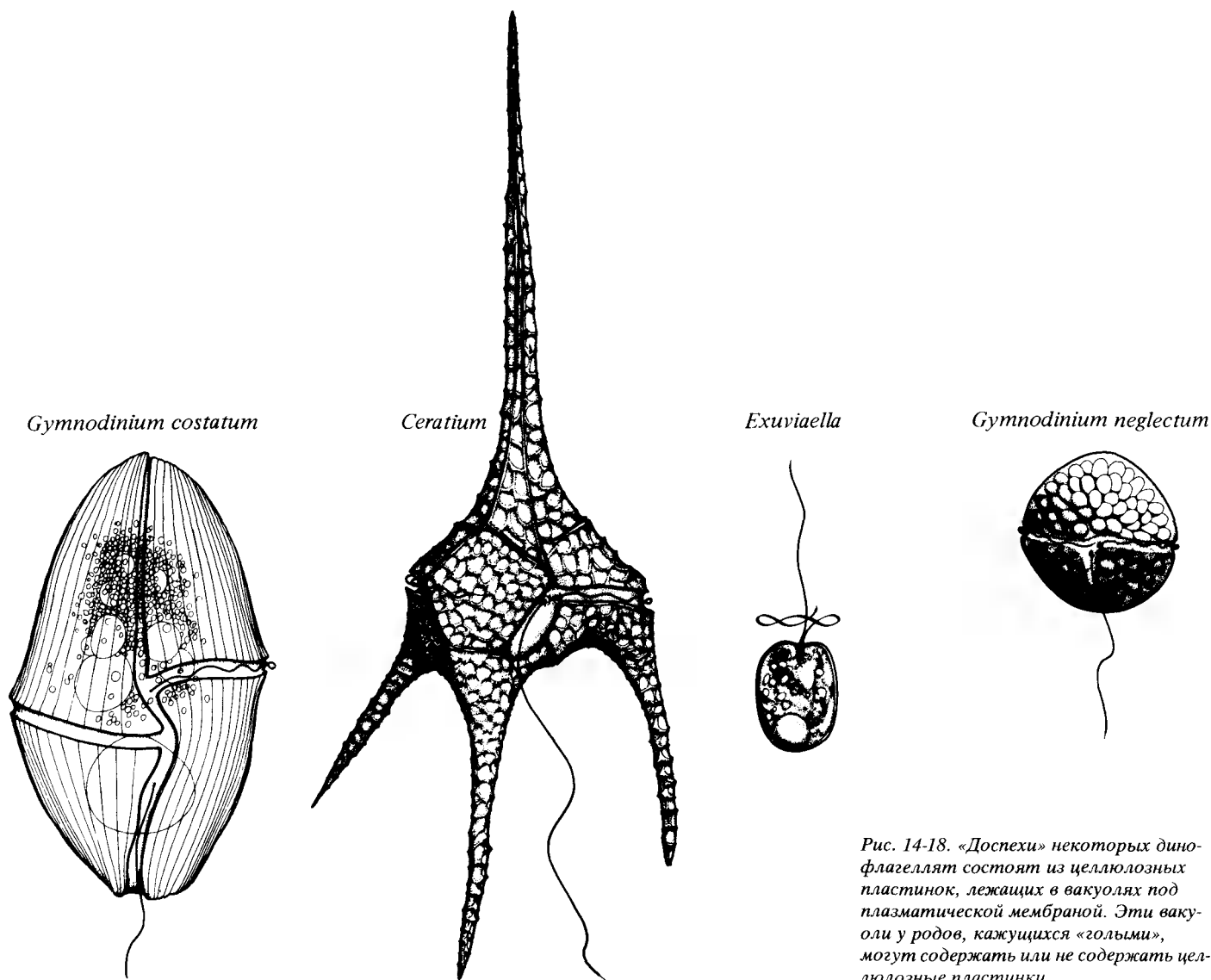


Рис. 14-18. «Доспехи» некоторых динофлагеллят состоят из целлюлозных пластинок, лежащих в вакуолях под плазматической мембраной. Эти вакуоли у родов, кажущихся «голыми», могут содержать или не содержать целлюлозные пластинки

называемый диатомовым илом, который используется как абразивный материал для тонкой полировки, а также для фильтрации и выделения веществ. Считается, что в 1 см³ диатомового ила около 4,6 млн. таких панцирей. В нефтяном бассейне Санта-Мария (Калифорния) подземные отложения диатомового ила достигают мощности 900 м, а вблизи Ломпока (Калифорния) его ежегодно добывается для промышленных целей 270 000 т.

Диатомовые становятся обильными в отложениях возрастом около 100 млн. лет, т. е. в меловом периоде. Многие из ископаемых видов идентичны современным, что указывает на необычную стабильность представителей этого класса на протяжении геологической истории.

ОТДЕЛ PYRRHOPHYTA

Большинство этих организмов, называемых динофлагеллятами, — одноклеточные двужгутиковые формы (см. табл. 14-1). К ним относится более 1000 видов, многие из которых многочисленные и высокопродуктивные компоненты морского планктона; имеются и пресноводные представители. У динофлагеллят жгутики проходят в желобках, один из которых пояском окружает тело, а другой расположен перпендикулярно первому. Биение жгутиков в желобках заставляет особь кружиться во время движения «волчком». Опоясывающий жгутик имеет лентовидную форму. Встречаются также многочисленные неподвижные формы, иногда без жгутиков. Некоторые роды динофлагеллят захватывают твердые пищевые частицы, частично или полностью получая таким способом необходимое питание.

Многие динофлагелляты имеют причудливую форму с плотными целлюлозными пластинками, образующими клеточную стенку (теку), часто напоминающую странный шлем или часть древних доспехов (рис. 14-18, 14-19). Пластинки этой стенки находятся в вакуолях под плазматической мембраной, а не снаружи ее, как клеточная стенка большинства водорослей.

Динофлагелляты, как правило, содержат хлорофиллы *a* и *c*, которые обычно маскируются каротиноидами, в том числе

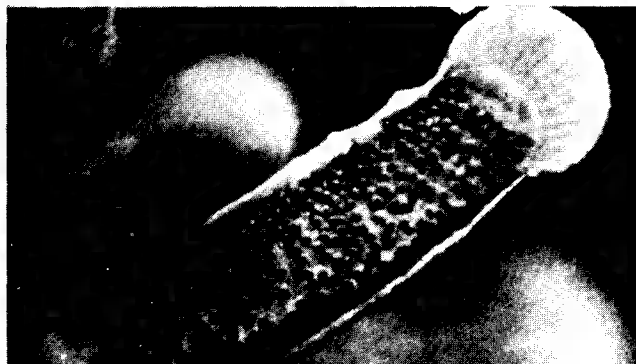


Рис. 14-20. Зооксантеллы — симбиотическая форма динофлагеллят, представленная здесь в щупальце коралла — вносят существенный вклад в продуктивность коралловых рифов

близким к фукоксантину перидином. Их хлоропласты, как уже упоминалось выше, вероятно, произошли от той же группы бактерий, что и у хризифитов и бурых водорослей, но во всех других отношениях они резко отличаются от представителей этих отделов.

Запасной углевод динофлагеллят — крахмал. Некоторые виды не содержат хлорофилла и являются гетеротрофами, но их структура четко указывает на связь с другими представителями этого отдела. Даже автотрофы обычно сильно нуждаются в витамине В₁₂ (как и многие диатомовые), т. е. их автотрофность требует по крайней мере этой оговорки. Некоторые динофлагелляты способны заглатывать другие клетки. Предполагают, что бесцветные формы добывают пищу именно таким способом, а также поглощая мелкие частицы органики.

Цианобактерии — обычные симбионты динофлагеллят,

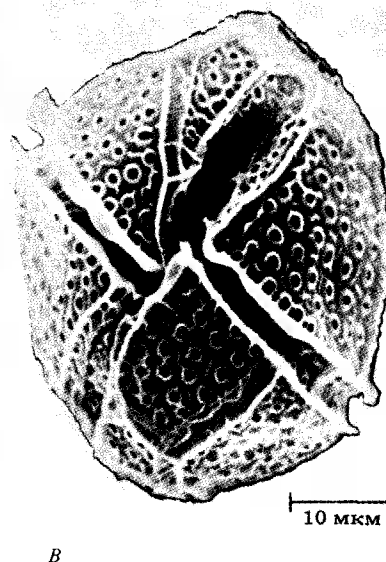
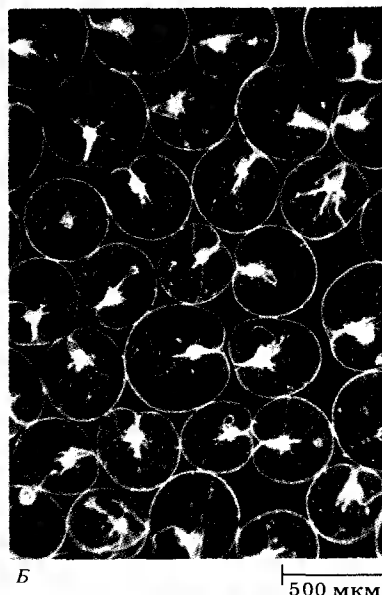


Рис. 14-19. А. *Ceratium triops*, динофлагеллята с причудливым панцирем. Б. *Noctiluca scintillans*, биолюминесцентная морская динофлагеллята. В. *Gonyaulax polyedra*, динофлагеллята, ответственная за появление живописных «красных приливов» у берегов южной Калифорнии

которые в свою очередь вступают в симбиоз со многими другими организмами, включая губок, медуз, актиний, оболочников, кораллы, осьминогов и кальмаров, брюхоногих, турбеллярий и некоторых протистов. У гигантских двухстворчатых моллюсков из семейства Tridachnidae дорсальная часть внутренней поверхности мантии может быть темно-шоколадной из-за присутствия симбиотических динофлагеллят. Выступая в роли симбионтов, они теряют теку и выглядят как золотистые сферические клетки, называемые зооксантеллами (рис. 14-20).

Зооксантеллы в основном обеспечивают фотосинтетическую продуктивность, дающую возможность расти коралловым рифам в тропических водах, весьма бедных питательными веществами. Ткани кораллов могут содержать до 30 000 симбиотических динофлагеллят в 1 мм³, главным образом внутри клеток, выстилающих пищеварительную полость полипа. Поскольку водорослям для фотосинтеза необходим свет, содержащие их кораллы, как правило, растут в океане на глубинах не более 60 м. Многие особенности строения кораллов связаны со светоулавливающими свойствами различных геометрических конструкций. Аналогичное явление можно наблюдать в кронах деревьев, характер ветвления которых должен обеспечить максимальную освещенность листьев солнцем.

Динофлагелляты играют также важную роль в жизни человека. Зимой и весной 1974 г. западное побережье Флориды было опустошено мощным «красным приливом», 25-м по счету с 1844 г. Сотни тысяч мертвых рыб покрыли пляжи; были потеряны миллионы долларов, получаемых от туризма. Такие явления вызываются необычными всплесками численности динофлагеллят, придающими морской воде красный или бурый цвет («цветение» воды) (рис. 14-21). Эти динофлагелляты поедаются не только рыбой, которая может получать непосредственные отравления, но и двухстворчатыми моллюсками, в частности мидиями, обычно от этого не страдающими. Моллюски накапливают и концент-

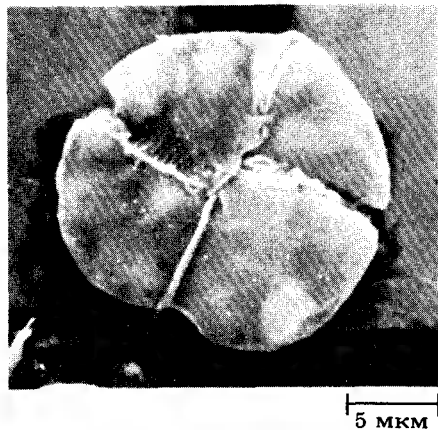


Рис. 14-21. *Ptychodiscus brevis*, динофлагеллята без панциря, вызывающая «красные приливы» у побережья Флориды. Изогнутый поперечный жгутик лежит в бороздке, опоясывающей организм. Продольный жгутик (видна только его часть) проходит от центра клетки вниз налево. Апикальное углубление — отличительный признак рода *Ptychodiscus*

рируют токсины, синтезируемые водорослями, и в зависимости от характера яда представляют опасность для людей, потребляющих их в пищу. Осенью 1972 г. «красный прилив» впервые наблюдался у побережья Новой Англии от шт. Мэн до залива Кейп-Код. После этого 26 человек отравились моллюсками, питавшимися *Gonyaulax excavata*. Общественность была настолько потрясена, что промысел моллюсков в шт. Массачусетс упал в следующие четыре года на треть. «Красные приливы» возникают периодически. Во время самого мощного из них после 1972 г. на всем побережье шт. Мэн добыча моллюсков была официально запрещена с середины августа до середины октября 1980 г. Пищевая промышленность потеряла на устрицах, мидиях и других двустворках 7 млн. долларов.

Яды, образуемые некоторыми динофлагеллятами, например *Gonyaulax catenella*, являются необычайно мощными нервными токсинами. Химическая природа и биологическая активность большинства из них относительно хорошо изучены. С другой стороны, причины появления «красных приливов» понятны плохо. Концентрации питательных веществ и некоторых следовых металлов, сточные воды, соленость и температура воды, ветры, свет и многие другие факторы, вероятно, играют в этом некоторую роль. Периодичность их возникновения дополняется следующим наблюдением: если во время «цветения» воды условия меняются к худшему, динофлагелляты могут терять жгутики, образуя покоящиеся цисты, которые оседают на дно и пребывают в состоянии покоя до тех пор, пока условия вновь не станут благоприятными.

Основной способ размножения динофлагеллят — продольное деление, когда каждая дочерняя клетка получает один из жгутиков и часть теки, а затем в весьма сложной последовательности достраивает недостающие компоненты (см. «Митоз у динофлагеллят», с. 231). Некоторые неподвижные формы образуют зооспоры. Иногда типично динофлагеллятную структуру у них имеют только зооспоры, в то время как зрелые особи лишены жгутиков и могут объединяться друг с другом в нити. Для ряда динофлагеллят описан и половой процесс. Это в основном изогамия; иногда анизогамия.

ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA

Известно более 800 видов эвгленовых, живущих в основном в пресной воде, особенно в воде, обогащенной органикой (табл. 14-1). Длина их колеблется от 10 до 500 мкм, а форма самая разнообразная. Все они одноклеточные, кроме колониального рода *Colacium*.

Как уже говорилось, сходство хлоропластов эвгленовых и зеленых водорослей позволяет предполагать, что органеллы фотосинтеза произошли независимо в обеих группах от одной формы бактерий, возможно, сходной с *Prochloron* (см. рис. 11-2, 11-17). В других отношениях эти два отдела резко различаются. Среди примерно 40 родов эвгленовых около трети имеет хлоропласты, содержащие хлорофиллы *a* и *b* и несколько каротиноидов.

Эвгленовые запасают углеводы в форме полисахарида парамилона, не обнаруженного больше ни в одной группе организмов. Это запасное вещество, как у всех автотрофов, кроме зеленых водорослей и растений, образуется вне хлоропластов. Среди эвгленовых, лишенных хлоропластов, некоторые абсорбируют органическое вещество, другие его заглатывают. Как уже упоминалось, представители этого отдела по существу являются жгутиковыми простейшими, ко-

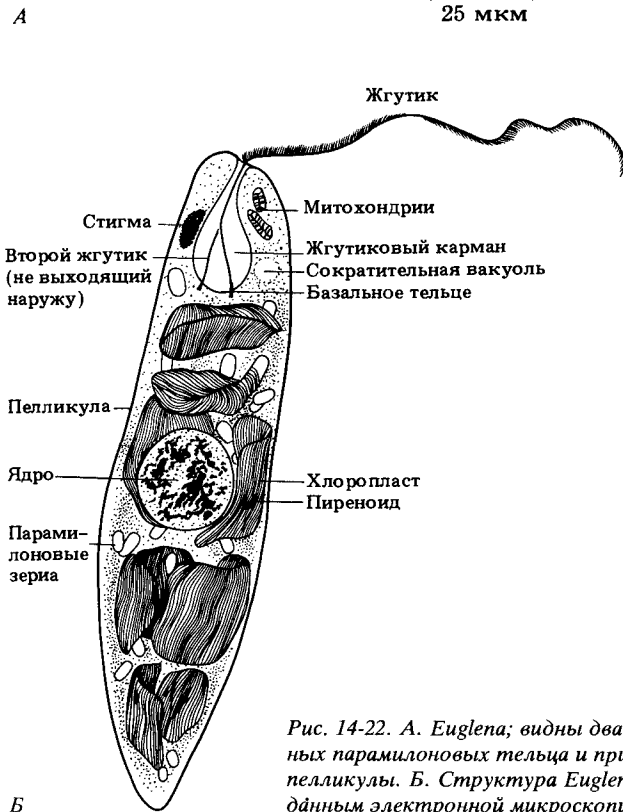
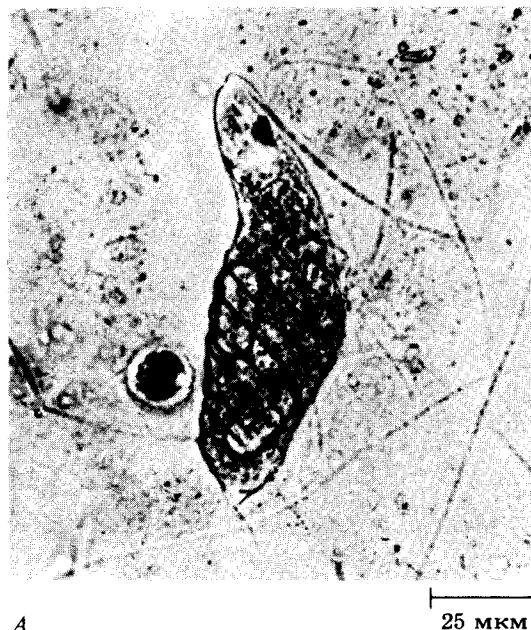


Рис. 14-22. А. *Euglena*; видны два запасных парамитохондриальных тельца и природа пелликулы. Б. Структура *Euglena* по данным электронной микроскопии

торые приобрели в ходе эволюции хлоропласты; возможно, обе группы следует объединить.

Эвгленовые размножаются делением, в ходе которого отдельные клетки сохраняют подвижность. Ядерная оболочка при митозе не разрушается, как и у большинства зеленых водорослей, динофлагеллят, многих грибов и некоторых инфузорий. Центриоли функционируют как базальные тельца и образуют обычное веретено деления под ядерной оболочкой. Хромосомы остаются конденсированными в течение интерфазы и митоза, как у динофлагеллят. Половое размножение неизвестно.

Название отдела производится от широко распространенного рода *Euglena* (эвглена), многие виды которого имеют

удлиненную форму (рис. 14-22). Их клетка сложно организована и содержит большое число мелких хлоропластов. На ее конце отходят длинный, хорошо заметный жгутик с очень тонкими волосками и не выходящий из особого углубления (см. ниже) короткий жгутик. Длинный жгутик обычно находится впереди клетки, как леска спиннинга.

У эвглени жгутики прикреплены к основанию колбовидного *жгутикового кармана* (или глотки) на переднем конце клетки. Сократительная вакуоль собирает избыток воды из всех ее частей и выбрасывает ее в этот же карман. Клетка ограничена плазматической мембраной, под которой проходит по спирали несколько гибких, соединенных друг с другом белковых тяжей. Вместе с мембраной они образуют структуру, называемую *пелликулой*. Гибкая пелликула в отличие от жесткой клеточной стенки растений позволяет эвглени изменять форму, обеспечивая альтернативный способ локомоции для обитающих в иле форм.

Если культуру эвглени поместить вблизи окна, через которое падают солнечные лучи, то в воде образуется хорошо заметное зеленое скопление клеток, движущееся по мере изменения освещенности всегда в сторону самого светлого (но не слишком светлого) участка. Если свет очень яркий, эвглени его избегают. Их способность ориентироваться по свету, возможно, обусловлена наличием двух особых структур — стилмы и связанного с ней фоторецептора, представленного вздутием в основании жгутика. В зависимости от положения особи по отношению к свету различное «затенение» фоторецептора пигментированной стилмой, вероятно, определяет направление движения. Среди бесцветных эвгленовых стилму имеют немногие.

Некоторые виды эвглен могут жить в темноте, не фотосинтезируя, если они обеспечены источником углерода, необходимыми витаминами и минеральными веществами. Если некоторые штаммы держать на свету при соответствующей температуре и в богатой пищей среде, клетки могут удваиваться быстрее, чем хлоропласты, с образованием не способных к фотосинтезу особей, тем не менее неограниченно долго существующих в подходящей среде. По сути дела эвгленовые — это простейшие с нестабильными хлоропластами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Четыре отдела гетеротрофных протистов — оомицеты, хитридиомицеты, акразиомицеты и миксомицеты — часто относят к грибам. У них более или менее типичный митотический цикл; присутствуют центриоли. Первые две группы включают в основном водные организмы, остальные — наземные.

Оомицеты объединяют формы от одноклеточных до сильно разветвленных нитчатых ценоцитных. Спермии и зооспоры у них имеют два жгутика — гладкий и перистый. Клеточные стенки образованы в основном целлюлозой и целлюлозоподобными полимерами. В половом размножении участвует крупная неподвижная яйцеклетка и мелкий подвижный спермий. Частично наземные представители этого отдела — род *Phytophthora*, объединяющий экономически важных возбудителей болезней растений, включая фитофтороз, который вызвал «картофельный голод» 1846—1847 гг. в Ирландии, и *Plasmopara viticola*, возбудитель ложной мучнистой росы винограда.

Хитридиомицеты — одноклеточные или ценоцитные водные организмы. У большинства изученных видов клеточные

стенки богаты хитином. Подвижные споры и гаметы имеют один гладкий задний жгутик. *Allomyces* и еще один близкородственный ему род — единственные нефотосинтезирующие группы, для которых чередование поколений сходно с происходящим у растений и многих водорослей.

Клеточные слизевики (акразиомицеты) — небольшая группа амебоподобных организмов, агрегирующих на одной из стадий жизненного цикла в псевдоплазмодий («слизь»). Жгутиковые клетки неизвестны. По крайней мере у некоторых представителей этого отдела происходит половое размножение с помощью макроцист.

Плазмодимальные слизевики (миксомицеты) могут существовать в виде текучей многоядерной массы протоплазмы, плазмодия, который обычно диплоидный. Эти плазмодии в конечном итоге образуют спорангии, в которых созревают диплоидные споры. В каждой споре происходит мейоз, из четырех возникающих ядер три исчезают, а одно гаплоидное ядро остается в споре. При благоприятных условиях споры вскрываются, давая амёб, которые способны приобретать жгутики. Эти амёбы или жгутиковые клетки могут играть роль гамет. Образование плазмодия часто, но не всегда происходит в результате слияния гамет.

Среди фотосинтезирующих, главным образом одноклеточных протистов, в этой главе рассмотрены три отдела. Два из них — хризифиты и динофлагелляты — имеют хлоропласты, сходные биохимически и отчасти структурно. Для них характерно наличие хлорофиллов *a* и *c* и вспомогательного пигмента фукоксантина. Можно предположить, что предковые формы этих отделов, а также бурых водорослей (отдел *Phaeophyta*) приобрели свои хлоропласты в результате ряда независимых симбиотических событий с участием бактерии, напоминающей недавно открытый вид *Heliobacterium chlorum*. Не исключено также, что они проглотили эукариотический организм с хлоропластами этого типа. Аналогичный пример — сходство хлоропластов эвгленовых и зеленых водорослей (отдел *Chlorophyta*), которые почти наверняка возникли независимо от хлоропластов других автотрофных одноклеточных протистов, разобранных в этой главе.

Хризифиты — существенный компонент пресноводного и морского фитопланктона. Ряд представителей класса золотистых водорослей — организмы размером от 1 до 3 мкм, в большом количестве представленные в нанопланктоне. Они вносят очень значительный вклад в фотосинтетическую про-

дуктивность моря. Второй класс — желто-зеленые водоросли — включает организмы, не содержащие пигмента фукоксантина. Третий класс — диатомовые, с примерно 5600 видами одноклеточных организмов с уникальным двусторонним кремнезёмовым панцирем, составлял основную часть пресноводного и морского планктона в течение последних 200 млн. лет. Единственные жгутиковые клетки в жизненном цикле диатомовых — мужские гаметы, известные только у нескольких видов.

Динофлагелляты — одноклеточные двужгутиковые в основном морские формы. Два их жгутика движутся в разных плоскостях, вызывая вращение организма. Как правило, в вакуолях под плазматической мембраной находятся плотные целлюлозные пластинки, часто причудливой формы. Как симбионты (зооксантеллы) эти виды вносят основной вклад в продуктивность коралловых рифов; широко распространен их симбиоз и с многими морскими животными.

Эвгленовые — небольшая группа в основном пресноводных одноклеточных. Они содержат хлорофиллы *a* и *b* и запасают углеводы в виде необычного полисахарида парамилонана. У эвгленовых нет клеточной стенки, но присутствуют ряды гибких белковых тяжей, образующих пелликулу под плазматической мембраной. Клетки высокодифференцированы, содержат хлоропласты, сократительную вакуоль и жгутики. Половое размножение неизвестно. Эвгленовые очень напоминают простейших из типа *Zoomastigina* и, возможно, должны быть включены в эту группу.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ГОРМОНАЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ ПОЛОВОГО ЦИКЛА У ВОДНОЙ ПЛЕСЕНИ

Achlya ambisexualis — гетероталомная водная плесень; мужские и женские половые органы образуются у нее на разных особях. Дж. Рейпер из Гарвардского университета исследовал гормональную регуляцию полового цикла у этих организмов. Женские гифы выделяют вещество, стимулирующее начало развития антеридия на гифах мужских особей. (А. Внешний вид недифференцированных гиф перед добавлением этого вещества, описанного и названного антеридиолом А. Баркдейла из Нью-Йоркского ботанического сада. Б. Отростки антеридиев, образовавшиеся через два часа после



А

25 мкм



Б

25 мкм



В

100 мкм

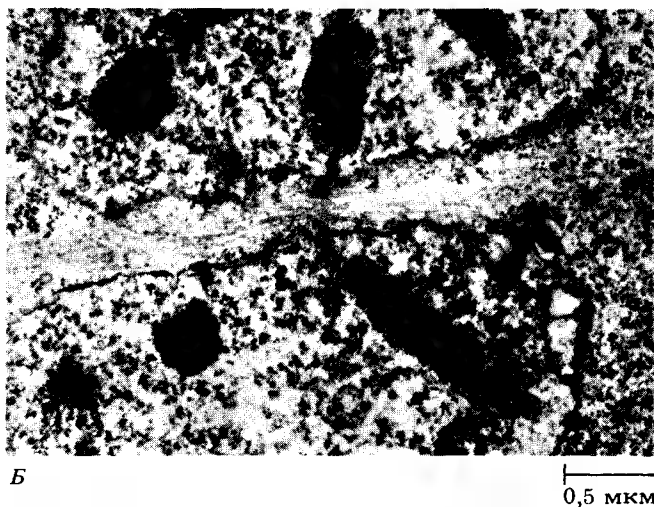
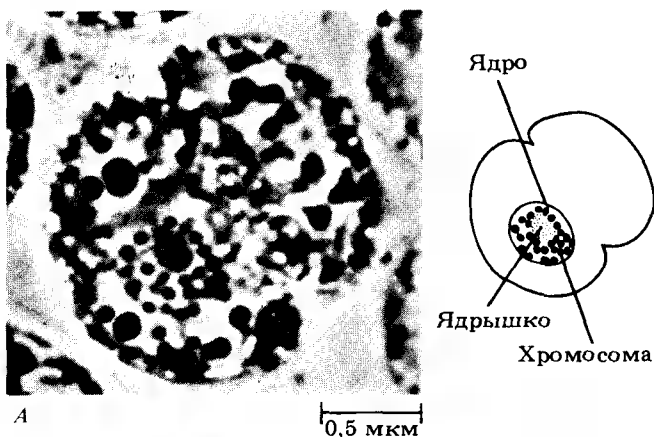
добавления кристаллического антеридиола. В. Отростки антеридиев, удлиняющиеся по направлению к пластиковой частице, содержащей антеридиол.)

После начала развития антеридия мужской организм выделяет свой гормон, названный оогониолом, индуцирующий образование оогониев на женских гифах. С появлением молодых оогониев антеридиальные гифы тянутся к ним, после чего завершается развитие зрелых антеридиев. Рейпер связывал эту реакцию с действием вещества, названного им «гормон С», которое предположительно выделяется женским организмом, однако последующие исследования говорят скорее о том, что для нее достаточно антеридиола. После окончательного образования антеридиев происходит дифференцировка оогониев (возможно, стимулируемая гормонально), приводящая к созреванию как их самих, так и находящихся в них женских гамет (яйцеклеток). Таким образом, даже у протистов половой процесс может включать строго координированную последовательность гормонально регулируемых событий.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

МИТОЗ У ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ

У динофлагеллят уникальный тип митоза, сохранивший, вероятно, некоторые особенности деления бактериальных клеток. В их клетках (см. рис. А) хромосомы всегда заметны и не конденсируются перед митозом. В каждой клетке чрез-



вычайно большое количество ДНК. Хромосомы прикреплены к ядерной оболочке, сохраняющейся в течение митоза. Отношение белок/ДНК в них намного ниже, чем у других эукариот, поэтому возможно, что они произошли от бактериальных независимо от хромосом других эукариот.

В центре рис. Б видны цитоплазматические каналы, пронизывающие делящееся ядро во время митоза. Хромосомы остаются прикрепленными к ядерной оболочке и переносятся на стенках этих каналов, содержащих пучки микротрубочек, напоминающих микротрубочки веретена деления. Все они ориентированы в одном направлении и, по-видимому, регулируют разделение участков ядерной оболочки с прикрепленными хромосомами. На рис. А и Б представлен вид *Cryptothecodinium cohnii*.

По крайней мере два вида динофлагеллят имеют клетки с двумя ядрами, одно из которых называется *динокариотическим*, а второе эукариотическое. Во втором ядре, полученном, возможно, от внутриклеточного хризопитоподобного симбионта, хромосомы не конденсируются ни на одной из стадий клеточного цикла; это указывает на то, что они не идентичны «типичным» хромосомам эукариот.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bold Harold C., Michael J. Wynne: Introduction to the Algae: Structure and Reproduction, 2nd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1985.

Детальный обзор, содержащий обширную информацию по всем группам водорослей; особое внимание уделено таксономическим вопросам.

Bonner John T.: The Cellular Slime Molds, 2nd ed., Princeton University Press, Princeton, N. J., 1968.

Отчет об экспериментальной работе с небольшой, но очень интересной группой организмов (акразиомицетами).

Christensen Clyde M.: The Molds and Man: An Introduction to the Fungi, 3rd ed., University of Minnesota Press, Minneapolis, 1965.

Чрезвычайно информативное описание грибов, особенно их сложных и важных взаимоотношений с человеком.

Darley W. Marshall: Algal Biology: A Physiological Approach, Blackwell Scientific Publications, Boston, Mass., 1982.

Исчерпывающее описание биологии фотосинтезирующих протистов; особое внимание уделяется функционированию отдельного организма в его среде обитания.

Dawes Clinton J.: Marine Botany, Wiley-Interscience, New York, 1981.

Обзор экологии морских водорослей.

Gray W. D., Constantine J. Alexopoulos: Biology of the Myxomycetes, Ronald Press Co., John Wiley and Sons, Inc., New York, 1968.

Прекрасно написанная книга о биологии плазмодияльных слизевиков; особое внимание уделяется их ультраструктуре, биохимии и физиологии.

Large E. C.: The Advance of the Fungi, Dover Publications, Inc., New York, 1962.

Занимательный популярный отчет о тесно взаимосвязанной истории грибов и человечества; первая публикация в 1940 г.

Loomis William F. (Ed.): The Development of *Dictyostelium discoideum*, Academic Press, New York, 1982.

Подробный обзор работ по всем аспектам биологии этого вида и отдела, к которому он относится.

Margulis Lynn, Karlene V. Schwartz: Five Kingdoms. An illustrated

Guide to the Phyla of Life on Earth, W. H. Freeman and Company, New York, 1982.

Отличное краткое руководство по разнообразию организмов.

Raper Kenneth B.: The Dictyostelids, Princeton University Press, Princeton, N. J., 1984.

Блестящее обсуждение роста, морфогенеза и систематики этих удивительных организмов.

Ross Ian K.: Biology of the Fungi: Their Development, Regulation, and Associations, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Выдающаяся работа о грибах, особенно об их экологии. Главное внимание уделено отделам, представленным в данной главе.

Round F. E.: The Ecology of Algae, Cambridge University Press, New York, 1981.

Обстоятельный и очень хорошо написанный обзор по экологии пресноводных и морских водорослей.

Scagel R. F., R. J. Bandoni, J. R. Maze, G. E. Rouse, W. B. Schofi-

Хорошее описание свойств дрожжей и их использования.

Ross Ian K.: Biology of the Fungi: Their Development, Regulation and Associations, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Прекрасный учебник по морфологии, биохимии и экологической роли бактерий, вирусов и эукариот.

Diener T. O.: «The Viroid — A Subviral Pathogen», American Scientist, **71** (1983): 481—489.

Блестящий обзор свойств этих удивительных частиц РНК.

eld, J. R. Stein: Nonvascular Plants. An Evolutionary Survey, Wadsworth Publishing Company, Belmont, Calif., 1982.

Отличное подробное описание разнообразия протистов, рассмотренных в данной книге, а также грибов.

Spector David L. (Ed.): Dinoflagellates, Academic Press, Inc., New York, 1984.

Обзор современных исследований динофлагеллят; каждая статья написана специалистом в данной области.

Steidinger K. A., K. Haddad: “Biologic and Hydrographic Aspects of Red Tides”, BioScience **31**:814—819, 1981.

Благодаря использованию спутниковых данных можно обнаружить начало «цветения» динофлагеллят, ведущего к возникновению «красных приливов».

Vidal Ginzalo: “The Oldest Eukaryotic Cells”, Scientific American, February 1984, pages 48—57.

Блестящий обзор природы и распространения акритарх, самых древних из известных ископаемых эукариот.

Webb A. Dinsmoor: “The Science of Making Wine”, American Scientist **72**: 360—367, 1984.

Блестящий отчет о том, как древнее искусство виноделия превратилось в современную науку.

Tortora G. J., B. R. Funke, Christine L. Case: Microbiology: An Introduction, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1982.

Хорошо составленный, легко читаемый учебник, касающийся всех аспектов биологии бактерий, вирусов и микроскопических эукариот.

Глава 15

Многоклеточные протисты: красные, бурые и зеленые водоросли



Рис. 15-1. Водоросли на камнях при отливе (побережье Северной Каролины)

Открытое море, прибрежная зона и суша — три жизненные зоны, образующие нашу биосферу. В первых двух (древнейших) областях водоросли играют роль, сравнимую с ролью растений в гораздо более молодом наземном мире (рис. 15-1). Водоросли часто преобладают и в пресноводных водоемах — лужах, реках и озерах, внося иногда основной вклад в продуктивность этих экосистем. Где бы они ни росли, их экологическое значение не меньше, чем у растений в сухопутных местообитаниях.

Вдоль каменистого морского берега можно обнаружить более крупные и более сложно организованные водоросли, как правило, образующие четко различимые горизонты в зависимости от положения в приливно-отливной зоне, или литорали (рис. 15-2). Сложность их структуры отражает приспособление к жизни в этой изменчивой среде, где дважды в сутки они испытывают сильные колебания влажности, температуры, солености, освещенности, а кроме того, удары прибоя и абразивное действие взвешенных частиц песка, поднимаемых волнами.

Водоросли, прикрепленные к дну вне прибойной зоны, дают убежище разнообразнейшим микроорганизмам, а также рыбам и беспозвоночным, которые питаются этими микроорганизмами или друг другом. Такие водорослевые заросли по своей протяженности и густоте вполне можно сравнить с лесами. Например, вдоль побережья Калифорнии тянутся огромные массивы гигантских бурых водорослей с парящими в воде широкими пластинчатыми телами длиной до 15 м на извилистых заякоренных в дне «стеблях» длиной до 30 м и более. Многие крупные хищники, включая каланов и тунцов, находят в этих зарослях добычу и укрытие. Такие водоросли собираются и человеком, который использует их в пищу и как удобрение.

В данной главе обсуждаются три отдела водорослей, в которых все или часть представителей многоклеточные. Именно эти протисты образуют прибрежные массивы или свободно плавают в открытом океане, например в так называемом Саргассовом море. Отдел зеленые водоросли (*Chlorophyta*) включает и одноклеточные формы, многие из которых вносят существенный вклад в продуктивность пресноводного и морского планктона. Этот исключительно разнообразный отдел представляет особый интерес еще и потому,



Рис. 15-2. Камни вдоль побережья Корнуолла в Англии. Можно видеть несколько вертикальных зон, образованных различными видами водорослей

что почти наверняка именно его виды около 430 млн. лет назад дали начало растениям. Хотя сейчас, возможно, и не существует зеленых водорослей, сходных с предками растений, многие формы сохраняют их отдельные предполагаемые черты.

Кроме зеленых водорослей, которые лучше представлены в пресной воде, чем в море, и обычны также в наземных местообитаниях, имеются еще два отдела, в основном многоклеточных протистов: красные и бурые водоросли (отделы Rhodophyta и Phaeophyta). Оба они включают почти исключительно морские формы. Известно всего несколько родов красных и бурых водорослей, обитающих в пресной воде. Все бурые водоросли — многоклеточные, в то время как некоторые красные водоросли — одноклеточные.

ХАРАКТЕРИСТИКА КРАСНЫХ, БУРЫХ И ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Как уже обсуждалось в предыдущей главе, хлоропласты у красных, бурых и зеленых водорослей произошли, вероятно, от разных бактерий. У красных водорослей они содержат хлорофилл *a* и фикобилины, напоминая древнюю группу цианобактерий. Многие ученые считают данные в пользу происхождения хлоропластов красных водорослей от симбиотических цианобактерий достаточно убедительными. В то же время зеленые водоросли с хлоропластами, содержащими хлорофиллы *a* и *b*, близки в этом отношении эвгленовым и своим потомкам растениям. По биохимическим характеристикам их хлоропласты сходны с бактерией *Prochloron* (см. рис. 11-2, 11-17) и, возможно, возникли из организма именно такого типа. Наконец, не исключено, что золотисто-бурые хлоропласты близкородственных бурых водорослей,

хризофитов и динофлагеллят с хлорофиллами *a* и *c* берут начало от бактерии, сходной с недавно открытым видом *Heliobacterium chlorum*. Сами хлоропласты здесь, возможно, произошли от поглощенных водорослями эукариотических клеток, но в конечном итоге их фотосинтезирующие органеллы имеют бактериальное происхождение.

Представители рассматриваемых в этой главе отделов сильно различаются многими другими признаками, некоторые из которых представлены в табл. 14-1. Хотя целлюлоза обнаружена в клеточных стенках некоторых видов каждого отдела, химический состав этих оболочек крайне неодинаков как у разных групп, так и внутри них. Красные водоросли на всех стадиях жизненного цикла лишены жгутиков и центриолей. Они имеют структуры, называемые *полярными кольцами*, связанные с ядрами и движущиеся в профазе митоза подобно центриолям; гомологичны ли они последним — неизвестно. Черты сходства между красными водорослями и аскомицетами отмечались уже давно и требуют дальнейшего изучения с привлечением дополнительных признаков. Жгутиковые клетки бурых водорослей, как и у близкородственных им хризофитов и диатомовых, имеют разные жгутики — направленный вперед перистый и гладкий задний (см. рис. 2-26). Жгутики зеленых водорослей (когда они имеются), напротив, почти всегда одинаковые и гладкие.

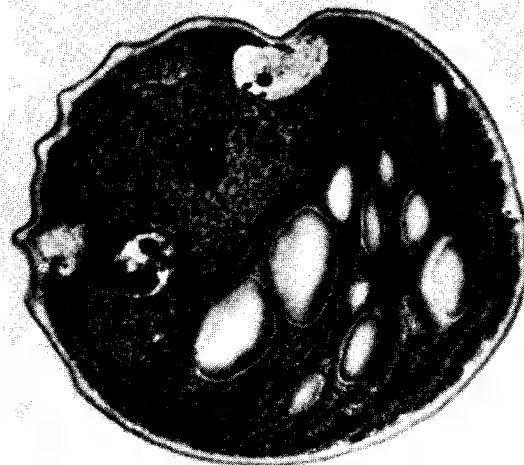
Зеленые водоросли, как и растения, запасают питательные вещества в виде крахмала в пластидах (рис. 15-3, А). Все прочие группы фотосинтезирующих эукариот, включая рассмотренные в гл. 14, красные и бурые водоросли, откладывают запасы вне хлоропластов в цитоплазме, причем красные водоросли в виде крахмала, а бурые — ламинарина, также полиглюкозида, но не с такими, как у крахмала, связями между остатками глюкозы. Кроме того, бурые водоросли запасают спирт маннитола.

Когда клетки водорослей делятся, их плазматические мембраны обычно перешнуровываются, как и у животных, грибов и протистов. Однако у одной бурой водоросли и нескольких родов нитчатых зеленых водорослей были обнаружены клеточные пластинки, как у растений. В большинстве случаев (исключение — красные водоросли) присутствуют центриоли, становящиеся базальными тельцами жгутиков у подвижных клеток (см. с. 36).

В целом многоклеточные организмы рассматриваемых здесь отделов не имеют в отличие от сосудистых растений сложно организованных тканей. Однако у некоторых бурых водорослей обнаружен центральный проводящий тяж из клеток, напоминающих ситовидные элементы стебля и листовой пластинки. Репродуктивные структуры водорослей, как правило, одноклеточные, а не многоклеточные со стерильными защитными покровами, как у моховидных и сосудистых растений (см. гл. 16).

Три рассматриваемых отдела водорослей — древние группы, резко различающиеся своими признаками. Ископаемые формы, сходные с одноклеточными зелеными водорослями, найдены в отложениях формации Биттер-Спрингс в центральной Австралии возрастом около 900 млн. лет. В кембрийский период, т. е. по крайней мере 550 млн. лет назад, появились крупные сифоновые (ценоцитные) зеленые, а также красные водоросли. Также в палеозое возникли многоклеточные линии зеленых водорослей. Например, древнейшие харовые, представители наиболее своеобразной их группы, датируются поздним силуром (около 420 млн. лет назад). Эти зеленые и красные водоросли, лучше всего представленные ископаемыми отпечатками, имеют обызвест-

Рис. 15-3. У зеленых водорослей и высших растений запасные питательные вещества накапливаются в виде крахмала в пластидах, тогда как у других фотосинтезирующих эукариот аналогичные запасы возникают в цитоплазме. А. *Chlorella*, зеленая водоросль с крупными светлыми зернами крахмала в пластидах. Б. Окруженная пластидами масса крахмальных зерен в цитоплазме красной водоросли *Batrachospermum toniliforme*



А



Б

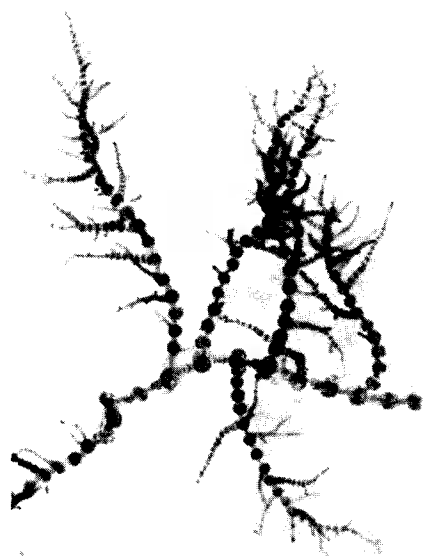
вленные клеточные стенки. Такие стенки известны только у одного рода бурых водорослей, поэтому ископаемые остатки этой группы относительно редки; они не сохранились так хорошо, как у некоторых зеленых и красных водорослей.

ОТДЕЛ RHODOPHYTA

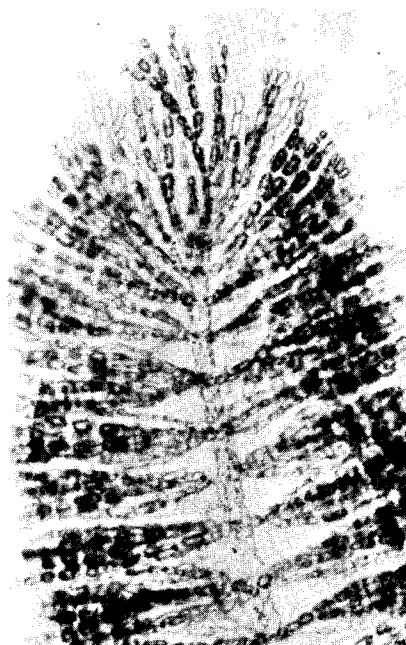
Красные водоросли, или багрянки, имеют сложно организованные клетки без жгутиков и сложные жизненные циклы.

Они лишены центриолей, отличаясь этим от зеленых и бурых водорослей, у которых центриоли обычно присутствуют даже в вегетативных клетках. У багрянок их функцию выполняют полярные кольца.

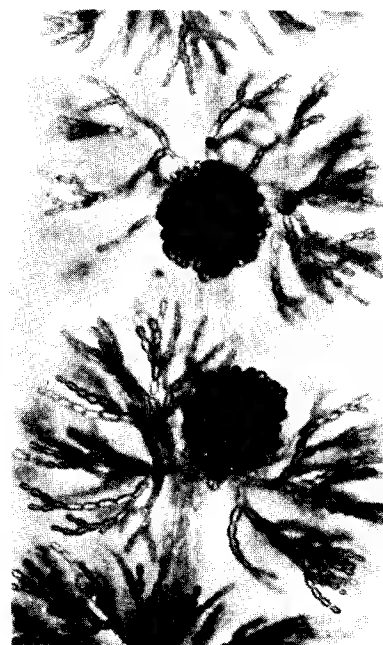
К этому отделу относятся около 4000 видов, особенно обильные в тропических и теплых водах, хотя многие виды обитают в холодных областях земного шара. Менее 100 видов обнаружены в пресной воде, но в море их число больше, чем у всех прочих групп многоклеточных морских водо-



А



Б



В

Рис. 15-4. А. Простая нитчатая багрянки *Batrachospermum*. Мягкие слизистые разветвленные нити этого

пресноводного протиста встречаются в основном в холодных ручьях, прудах и озерах по всему земному шару. Б. Apex

нити *Batrachospermum* с мутовками боковых ветвей. В. Два цистокарпа *Batrachospermum*



А



Б

Рис. 15-5. А. У *Bonnemaisonia hamifera* четко видна типичная нитчатая структура красных водорослей. По-видимому, многоклеточность появилась у багрянок независимо от зеленых и бурых водорослей, у которых подобная организация не обнаружена. Разветвленные нити этой красной водоросли несут крючки, позволяющие ей цепляться за другие водоросли. Б. Членистые кораллиновые водоросли в водоеме, оставшемся во время отлива на калифорнийской литорали. В. Рифообразующая нечленистая кораллиновая водоросль *Porolithon craspedium*. Г. «Ирландский мох» (*Chondrus crispus*), важный источник каррагинана и других коллоидов



В



Г



А



Б



В

Рис. 15-6. А. Фотография в сканирующем электронном микроскопе неидентифицированного вида красной водоросли, собранной с глубины 268 м Марком Литтлером и его коллегами из Смитсоновского института в октябре 1984 г. Эта водоросль образует пятна около 1 м диаметром на подводной горе у Багамских островов при освещенности примерно 0,0005% ее значения на поверх-

ности океана, покрывая около 10% поверхности скалистого субстрата. Лабораторные исследования показали, что она примерно в 100 раз более эффективно поглощает и использует свет, чем ее сородичи, обитающие на мелководье. Эта водоросль, растущая без перерывов до вершины подводной горы (глубина около 70 м), обитает приблизительно на 100 м глубже нижнего пре-

дела жизни, установленного ранее для любых прикрепленных фотосинтезирующих организмов. Б. Пурпурные кораллиновые и другие глубоководные водоросли с этой же подводной горы. В. Подводный исследовательский аппарат «Джонсон Си Линк I», с помощью которого были получены самые глубоководные снимки водорослей

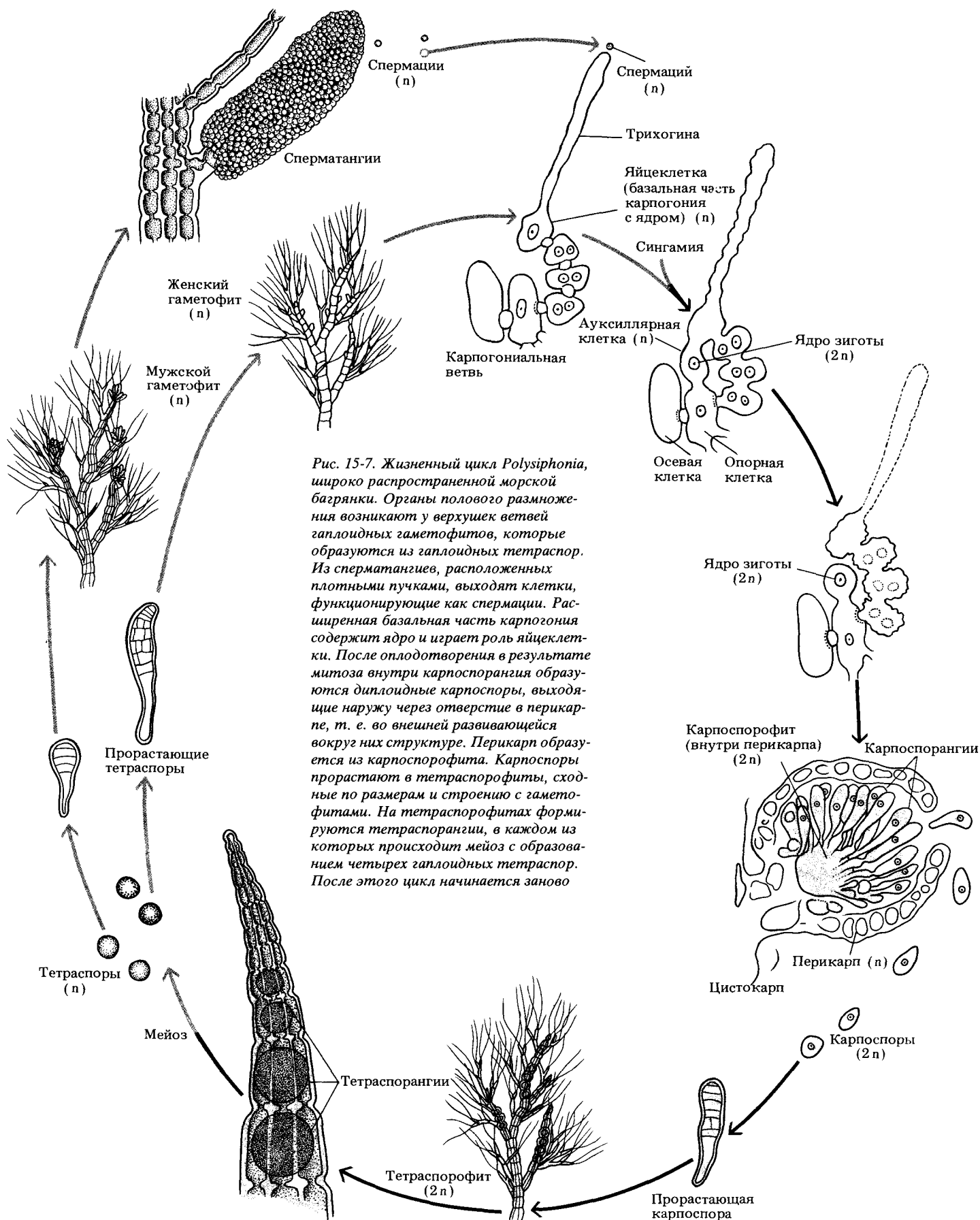


Рис. 15-7. Жизненный цикл *Polysiphonia*, широко распространенной морской багрянки. Органы полового размножения возникают у верхушек ветвей гаплоидных гаметофитов, которые образуются из гаплоидных тетраспор. Из сперматангиев, расположенных плотными пучками, выходят клетки, функционирующие как сперматии. Расширенная базальная часть карпогония содержит ядро и играет роль яйцеклетки. После оплодотворения в результате митоза внутри карпоспорангия образуются диплоидные карпоспоры, выходящие наружу через отверстие в перикарпе, т. е. во внешней развивающейся вокруг них структуре. Перикарп образуется из карпоспорофита. Карпоспоры прорастают в тетраспорофиты, сходные по размерам и строению с гаметофитами. На тетраспорофитах формируются тетраспорангии, в каждом из которых происходит мейоз с образованием четырех гаплоидных тетраспор. После этого цикл начинается заново

рослей, вместе взятых. Представители этого отдела обычно прикреплены к камням или другим водорослям; имеется несколько свободноплавающих, а также одноклеточных колониальных видов.

Характерную окраску красным водорослям придают водорастворимые фикобилины — вспомогательные пигменты, маскирующие цвет хлорофилла *a*. Эти организмы особенно хорошо приспособлены к поглощению зеленых, фиолетовых и синих лучей света, проникающих на большую глубину. Их хлоропласты, по-видимому, произошли от симбиотических цианобактерий, с которыми они сходны биохимически и структурно.

Клеточные оболочки большинства красных водорослей содержат жесткие микрофибриллы целлюлозы или другого полисахарида, погруженные в слизистый матрикс, обычно из сульфатированного полимера галактозы, например агара или каррагинана (см. «Экономическое использование морских водорослей», с. 257). Именно последние компоненты делают красные водоросли гибкими и скользкими на ощупь.

Кроме того, многие багрянки откладывают в своих клеточных стенках карбонат кальция. Среди них особенно жесткие и «каменистые» образуют крупное семейство кораллиновых (*Corallinales*). Они широко распространены в океанах на стабильных, достаточно освещенных субстратах (рис. 15-5, Б, В). Недавно корковая кораллиновая водоросль была отмечена на глубине 268 м; это рекордная отметка для фотосинтезирующих организмов (рис. 15-6). Она почти на 100 м ниже глубины, куда обычно проникает солнечный свет.

Кораллиновые водоросли играют важную роль в образовании коралловых рифов. Действительно, продуктивность таких рифов и их способность произрастать в относительно бедных питательными веществами тропических водах непосредственно зависит от этих водорослей и симбиотических динофлагеллят (зооксантелл), обитающих внутри полипов (см. рис. 14-20). Рифообразующие кораллиновые обычно не членистые (рис. 15-5, В), в то время как многие другие представители этого семейства имеют хорошо заметное членистое строение (рис. 15-5, Б). Некоторые кораллиновые, подобно накипным лишайникам, образуют корки на камнях (рис. 15-6). Эта древняя группа известна уже из позднего кембрия, т. е. ее возраст превышает 500 млн. лет.

Большинство багрянок состоит из нитей, которые зачастую плотно переплетены и удерживаются вместе слизистым межклеточным матриксом. Более простые формы, например пресноводная водоросль *Batrachospermum*, представлены не собранными в такие пучки одиночными нитями (рис.

15-4). Рост у нитчатых багрянок начинается от куполообразной апикальной клетки, которая последовательно делится, образуя ось водоросли. Эта ось затем образует мутовки боковых ветвей (рис. 15-4, Б). Большинство красных водорослей многоосевые с внешне паренхиматозным трехмерным телом. У таких форм нити, вторично соединяясь между собой, образуют сеть, скрепленную слизистым матриксом. Для многих красных водорослей характерны особые поровые соединения клеточных стенок, представляющие собой линзовидные пробки, удерживающиеся в стенках за счет своих экваториальных перетяжек (рис. 15-8). У нескольких родов (например, у *Porphyra*, см. с. 258) обнаружена настоящая паренхима из плотно упакованных клеток, как у высших растений.

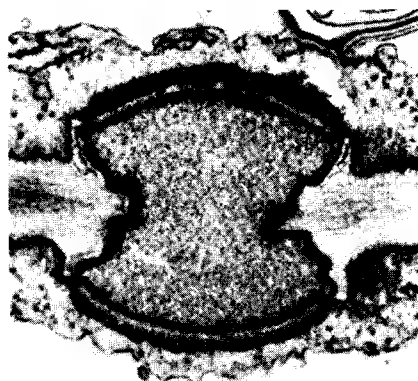
Жизненный цикл большинства красных водорослей необычен тем, что включает три фазы: (1) гаплоидный гаметофит, (2) диплоидную фазу — *карпоспорофит* и (3) другую диплоидную фазу, называемую *тетраспорофитом* (рис. 15-7). Мужская особь гаметофитного поколения образует сперматангии (антеридии), из которых выходят неподвижные сперматозоиды — мужские гаметы, пассивно плавающие в воде. На женском половом органе, *карпогонии*, развивается длинный волосовидный вырост — трихогина, аналогичная по структуре и функции трихогине аскомицетов (гл. 13). Сперматозоид попадает на трихогину случайно с током воды и прикрепляется к ней. После этого его ядро проникает в трихогину через пору, мигрирует к ядру яйцеклетки и сливается с ним.

У просто организованных багрянок типа *Batrachospermum* диплоидное поколение — карпоспорофит (рис. 15-4, В) — развивается прямо из оплодотворенного карпогония, на котором возникают концевые спорообразующие структуры — карпоспорангии. У более продвинутых групп диплоидное ядро, возникшее внутри карпогония в результате сингамии, переносится во вторую, так называемую ауксиллярную клетку, из которой и развивается карпоспорофит. Такой жизненный цикл наблюдается у рода *Polysiphonia* (рис. 15-7).

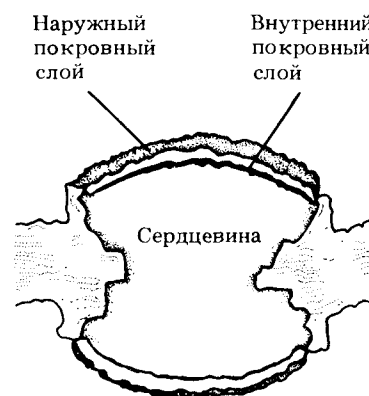
Диплоидные *карпоспоры*, формирующиеся внутри карпоспорангии, выходят из него и превращаются в свободноживущий тетраспорофит. На нем возникает еще один тип спорообразующей структуры — *тетраспорангий*, в котором происходит мейоз и образуются четыре гаплоидные тетраспоры. Прорастая, каждая из них дает гаметофит.

У большинства красных водорослей гаметофит, карпоспорофит и тетраспорофит очень сходны, т. е. являются изоморфными, например у *Polysiphonia* и кораллиновых. Сейчас

Рис. 15-8. Поровые соединения между клетками красной водоросли *Palmaria*. Они имеют вид хорошо заметных линзовидных пробок с белковой сердцевинкой и по крайней мере частично полисахаридными покровными слоями. Такие связи образуются между сестринскими клетками и соседними нитями, объединяя их в единое тело красной водоросли. Они возникают также между многими паразитическими багрянками и их хозяевами, возможно, способствуя переносу между ними ассимилятов



0,2 мкм



описывается все больше гетероморфных циклов, когда тетраспорофиты имеют микроскопическую нитчатую структуру или образуют тонкую корку, плотно прикрепленную к каменистому субстрату.

ОТДЕЛ РНАЕОРНУТА

Бурые водоросли — это почти целиком морская группа, включающая большинство крупных по размерам протистов умеренных областей. Объединяя всего около 1500 видов, она представляет значительный интерес, так как преобладает на каменистых прибрежных субстратах в холодных районах земного шара (рис. 15-9). Крупные виды из порядка ламинариевых (*Laminariales*) образуют вдоль берегов обширные заросли. В прозрачной воде бурые водоросли процветают от линии отлива до глубины 20—30 м и при слабом уклоне дна могут распространяться на 5—10 км от берега. Даже в тропиках, где бурые водоросли встречаются реже, род *Sargassum* образует плотные плавающие массы (рис. 15-10), например в

Саргассовом море, т. е. в Атлантическом океане северо-восточнее Антильских островов.

Размеры бурых водорослей колеблются от микроскопических до самых крупных среди всех морских водорослей. Самые простые по строению представители отдела имеют форму разветвленных нитей (например, *Ectocarpus*, рис. 15-11), растущих с помощью внутренних *интеркалярных меристем*. У более высокоорганизованных нитчатых бурых водорослей нити объединены в плотное тело, а у самых сложных форм имеется трехмерная клеточная структура, сходная с наблюдаемой у растений.

Крупные бурые водоросли, в частности *Laminaria*, состоят из листовидных пластинок, ножки и структуры для прикрепления к субстрату, причем зона меристемы находится между пластинкой и ножкой (рис. 15-9, Б). Этот тип роста особенно важен для практического использования представителей *Macrocystis*, собираемых вдоль побережья Калифорнии; когда промысловики срезают отросшие пластины этих водорослей, их остающиеся глубже части регене-



А



Б



В

Рис. 15-9. Бурые водоросли. А. *Durvillea antarctica* во время отлива на каменистой литорали Новой Зеландии. Б. Фрагмент ламинарии; видны прикрепительные структуры, ножки и основания пластин. В. *Fucus vesiculosus*, густо покрывающий многие каменистые участки, обнажающиеся во время отлива. Когда водоросли заливают вода, наполненные воздухом пузырьки на пластинках выносят их к свету. Скорость фотосинтеза у часто оказывающихся на воздухе морских водорослей может быть в семь раз выше в воздушной среде, чем в воде; в то же время у видов, почти постоянно пребывающих под водой, эта скорость выше в погруженном состоянии. Частично это объясняет вертикальное распределение морских водорослей в приливно-отливной зоне

Рис. 15-10. Бурая водоросль *Sargassum* имеет сложную организацию. Этот род, как и фукус, относится к порядку Fucales и имеет жизненный цикл, показанный на рис. 15-14. Два вида этого рода, не размножающиеся половым путем, образуют громадные, свободно плавающие массы в Саргассовом море; другие прикрепляются к камням вдоль берегов

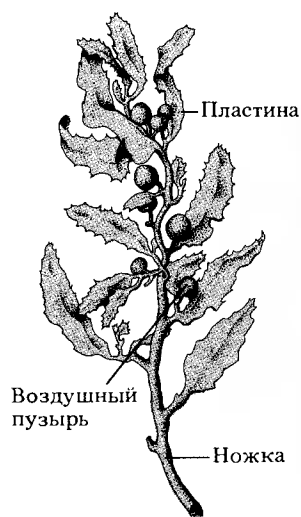
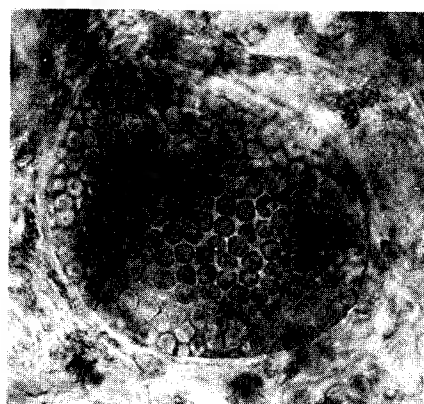


Рис. 15-11. *Ectocarpus* — бурая водоросль с простыми разветвленными нитями. Эта микрофотография *E. siliculosus* показывает одногнездные спорангии (короткие округлые светлоокрашенные структуры) и многогнездные спорангии (удлиненные темные структуры), которые образуются на спорофитах. Мейоз происходит внутри одногнездных спорангиев (на фотографии из них уже вышли зооспоры). Эти водоросли обитают на мелководье и в эстуариях по всему миру: от холодных арктических и антарктических областей до тропиков



А 25 мкм



Б 0,1 мкм

Рис. 15-12. Некоторые бурые водоросли, например гигантский представитель ламинариевых *Macrocystis pyrifera*, в процессе эволюции приобрели ситовидные трубки, сходные с имеющимися у сосудистых растений. А. Поперечный разрез, показывающий строение ситовидной пластинки. Б. Продольный разрез через ножку с ситовидными трубками. На данном препарате ситовидные пластинки кажутся утолщенными, так как покрыты натеком вещества клеточной стенки

рируют. Гигантские представители родов *Macrocystis* и *Nereocystis* могут достигать в длину свыше 60 м и растут очень быстро, давая большое количество добываемой биомассы. Один из наиболее важных получаемых из них продуктов — альгинат, слизистое межклеточное вещество, используемое как стабилизатор и эмульгатор в пищевой промышленности и красильном деле, а также для покрытия бумаги.

Фукус (*Fucus*, рис. 15-9, В) — это дихотомически ветвящаяся бурая водоросль с воздушными пузырями на концах пластинок. Дифференцировка его тела сходна с наблюдаемой у ламинариевых. Фукусу родственны виды *Sargassum* (рис. 15-10), особи которых часто отрываются от субстрата, образуя плавающие скопления без каких-либо прикрепительных структур. *Fucus* и *Sargassum* в отличие от ламинариевых растут за счет деления единственной апикальной клетки, а не интеркалярных меристем.

Внутреннее строение ламинариевых довольно сложное. У некоторых из них в центре ножки находятся удлиненные клетки, модифицированные для проведения питательных веществ и напоминающие флоэмные элементы сосудистых растений (рис. 15-12). Они имеют ситовидные пластинки и могут транспортировать ассимилянты из пластинки, лежащей вблизи поверхности воды, в слабо освещенные ножку и прикрепительную часть, расположенные гораздо глубже, со скоростью около 60 см/ч. У многих относительно массивных ламинариевых происходит также латеральный транспорт из внешних фотосинтезирующих слоев к внутренним клеткам. В основном переносятся спирт маннитол и аминокислоты.

Как уже говорилось в гл. 14, бурые водоросли близкородственны хризопитам (отдел Chrysophyta), поэтому многие ботаники сейчас склоняются к объединению этих групп в

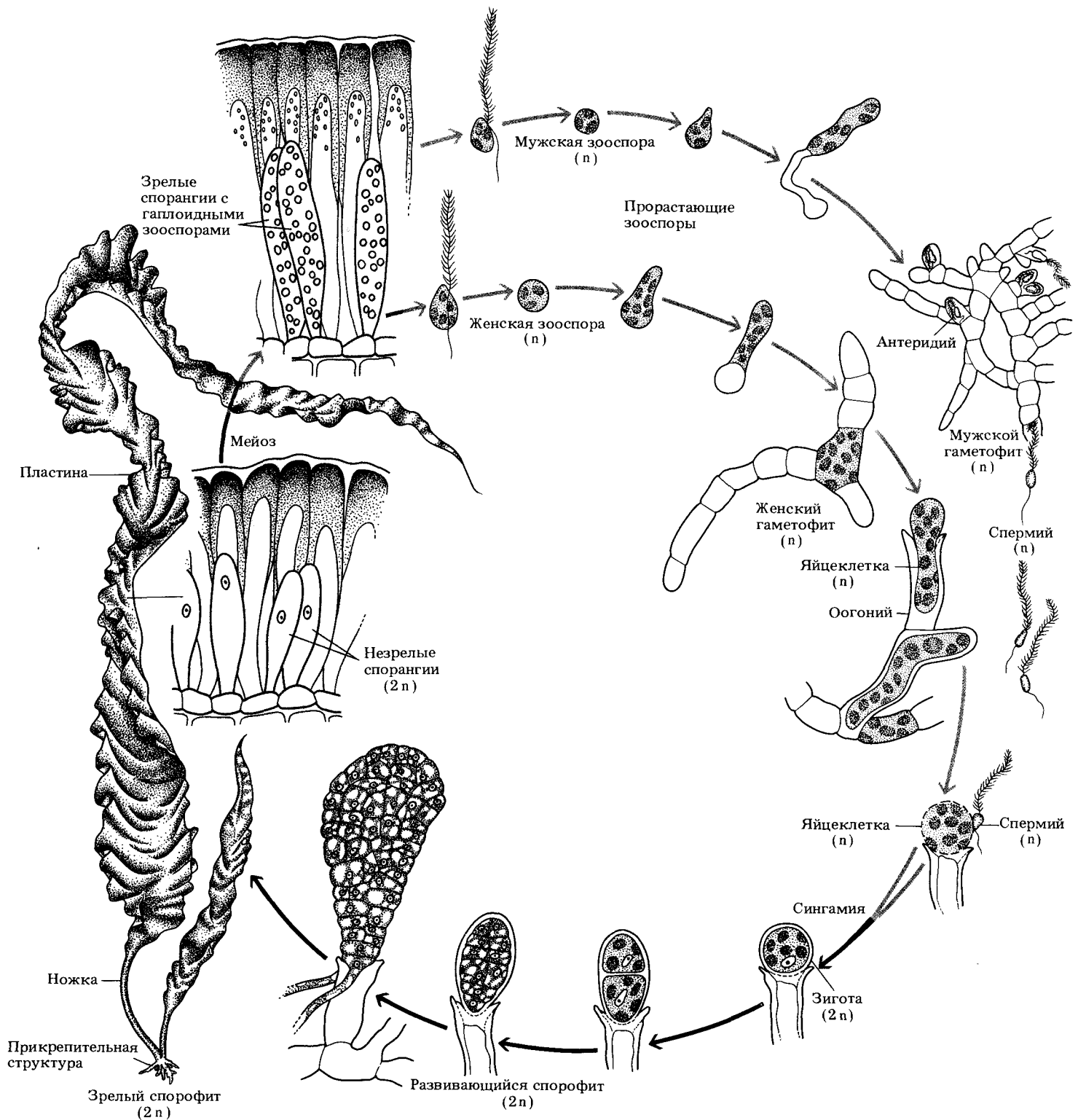


Рис. 15-13. Жизненный цикл бурой водоросли *Laminaria*. Подобно большинству бурых водорослей, ламинария имеет чередование гетероморфных поколений с крупным спорофитом. Подвижные

гаплоидные зооспоры образуются в спорангиях в результате мейоза. Из них вырастают микроскопические нитчатые гаметофиты, дающие в свою очередь подвижные спермии и неподвижные

яйцеклетки. У более простых бурых водорослей спорофит и гаметофит часто сходны, т. е. происходит чередование изоморфных поколений

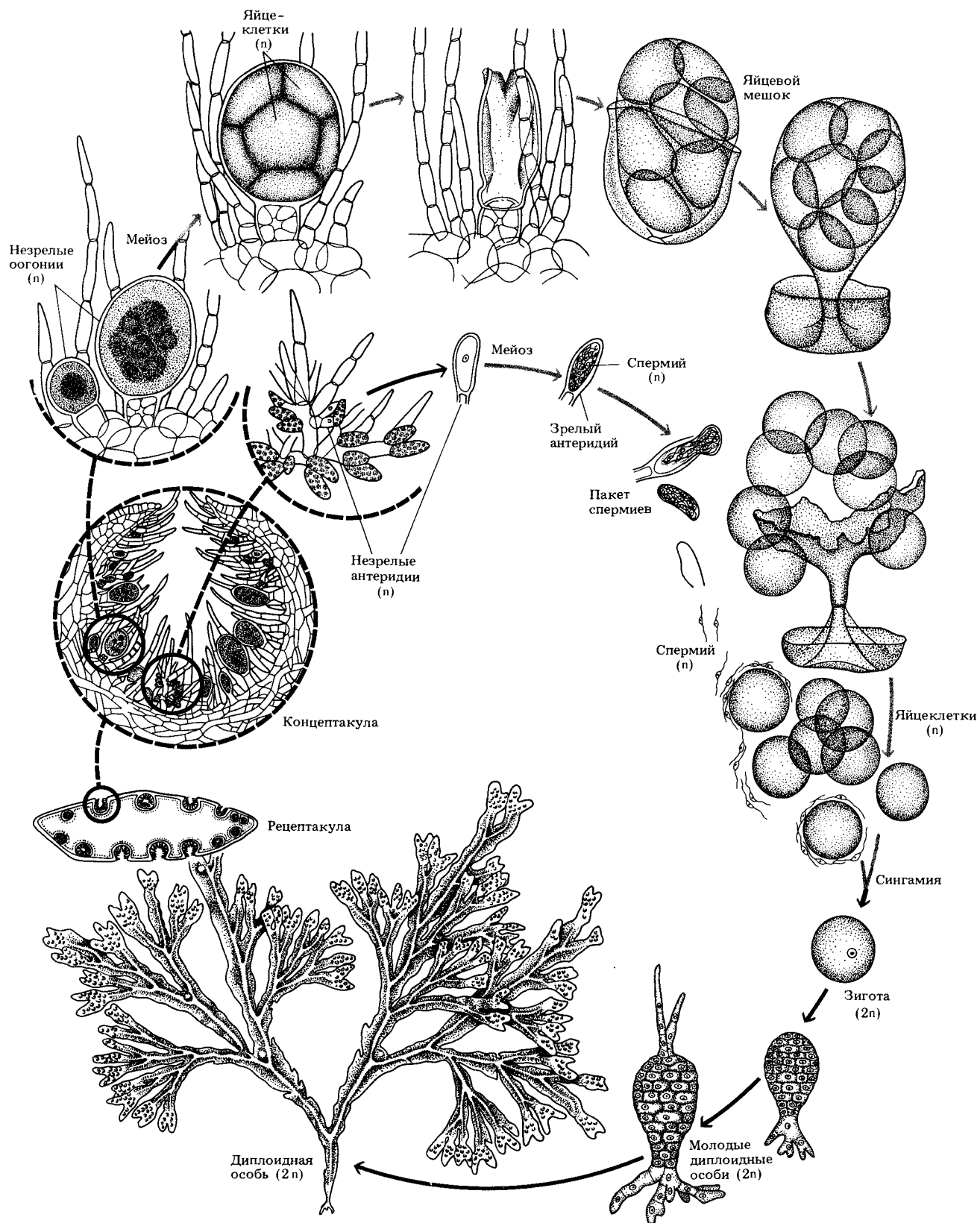


Рис. 15-14. У фукуса гаметангии образуются в особых камерах (концептакулах), которые находятся в фертильных зонах (рецептакулах) на концах ветвей диплоидных особей. Имеются два типа

гаметангиев — оогонии и антеридии. За мейозом сразу следует митоз, причем в оогонии образуются 8 яйцеклеток, а в антеридии 64 сперматозоида. Затем яйцеклетки и спермии выходят в воду,

где и происходит оплодотворение. Мейоз гамети́ческий, поэтому зигота непосредственно дает начало новой диплоидной особи

один отдел. Общие их черты приведены в табл. 14-1. Некоторые хризодиты явно напоминают гипотетических одноклеточных предшественников бурых водорослей.

Жизненные циклы большинства бурых водорослей включают чередование поколений с мейозом на стадии спорообразования (см. рис. 10-11, В). Гаметофиты формируют многоклеточные репродуктивные структуры, *многогнездные гаметангии*, образующие мужские или женские гаметы или жгутиковые гаплоидные споры, которые дадут начало новому гаметофиту. Спорофиты диплоидны и формируют как *многогнездные*, так и *одногнездные спорангии* (рис. 15-11). В многогнездных спорангиях возникают диплоидные зооспоры, дающие новые спорофиты. Внутри одногнездных спорангиев происходит мейоз с образованием гаплоидных зооспор, которые прорастают в гаметофиты.

В роде *Ectocarpus* гаметофит и спорофит одинаковы по размеру и форме (изоморфны). У многих крупных бурых водорослей, включая ламинариевых, чередуются гетероморфные поколения — крупный спорофит и микроскопический гаметофит (рис. 15-13). У *Laminaria* одногнездные спорангии возникают на поверхности зрелых пластин. Половина образуемых зооспор прорастает в мужской гаметофит, другая — в женский. Многогнездные гаметангии, формирующиеся на этих гаметофитах, в процессе эволюции видоизменились в одноклеточные антеридии, дающие по одному спермию, и также одноклеточные оогонии с одной яйцеклеткой. Оплодотворенная яйцеклетка здесь остается прикрепленной к женскому гаметофиту, где развивается в новый спорофит. Молекулы веществ, выделяемые женскими гаметами для привлечения мужских, у некоторых родов бурых водорослей являются олефиновыми углеводородами с открытой цепочкой и одной или несколькими двойными связями.

У фукуса уникальный жизненный цикл (рис. 15-14) с мейозом на стадии образования гамет (см. рис. 10-11, Б). Мейоз в зиготе, типичный для двух крупных классов зеленых водорослей, у бурых водорослей неизвестен.

ОТДЕЛ CHLOROPHYTA

Зеленые водоросли — наиболее разнообразная группа из всех водорослей как по строению, так и по жизненному циклу. Она объединяет около 7000 видов; большинство их обитает в воде, но некоторые и в других местообитаниях, в том числе на поверхности снега, стволов деревьев, в почве, в симбиотических ассоциациях с лишайниками, простейшими и гидрами. Известны зеленые водоросли, например виды одноклеточного рода *Chlamydomonas*, растущие на снегу, или нитчатая *Trentepohlia*, поселяющаяся на ветвях деревьев, которые образуют для защиты от яркого света большое количество каротиноидов. Из-за наличия этих вспомогательных пигментов они часто выглядят красными или оранжевыми. Большинство зеленых водорослей обитает в пресной воде, но несколько групп — сугубо морские. Размер многих представителей отдела микроскопический, но некоторые морские виды, например мексиканский *Codium magnum*, достигают в ширину 25 см при длине более 8 м.

Зеленые водоросли напоминают растения некоторыми важными признаками. Они содержат хлорофиллы *a* и *b*, накапливают запасной крахмал внутри пластид (это характерно только для них и растений), имеют жесткие клеточные стенки, образованные у некоторых родов целлюлозой, пропитанной матриком из гемицеллюлоз и пектиновых веществ. Более того, детали связи жгутика с базальным тельцем у спермиев растений и клеток ряда зеленых водоро-

слей совпадают, что подтверждает гипотезу о прямом родстве этих двух групп. На основании перечисленных и других аргументов полагают, что зеленые водоросли дали начало растениям.

Исследования с помощью электронной микроскопии значительно расширили представление о разнообразии зеленых водорослей. Представители этого отдела разделяются на ряд эволюционных линий, независимо возникших от одноклеточных жгутиковых предков. Хотя хлоропласты сохраняют одинаковые черты, по другим признакам наблюдаются чрезвычайно сильные различия. Общий предок (если он был), возможно, имел жгутик и покровные чешуйки, которые в процессе эволюции слились в единую клеточную стенку,

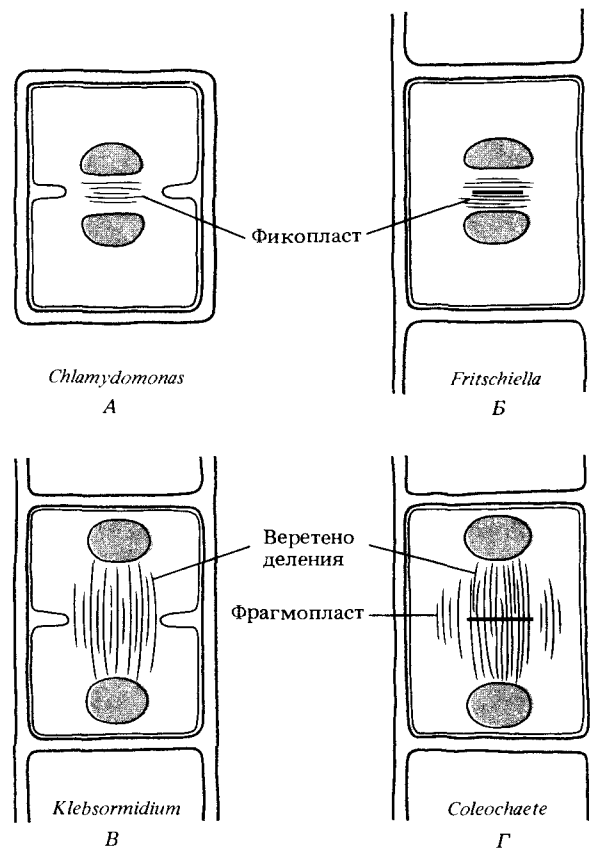


Рис. 15-15. Деление клетки у двух классов зеленых водорослей. В классе Chloophyceae (А, Б) веретено деления отсутствует (не сохраняется) и дочерние ядра, расположенные относительно близко друг от друга, разделяются фикопластами. А. Деление клетки путем перешнуровывания. Б. Деление клетки путем формирования клеточной пластинки. В классе Charophyceae (В, Г) веретено деления устойчиво и дочерние ядра относительно отдалены друг от друга. В. Деление клетки путем перешнуровывания. Г. Присутствие фрагмопласта и деление с образованием клеточной пластинки. У Ulvophyceae веретено устойчиво, как у Charophyceae, но не формирует фрагмопласта

поэтому одноклеточные жгутиковые формы считаются наиболее примитивными в отделе. Они входят в класс *Micromonadophyceae*.

Клеточное деление у зеленых водорослей

У представителей самого крупного класса зеленых водорослей, *Chlorophyceae*, уникальный тип клеточного деления с участием фикопласта (рис. 15-15). Дочерние ядра здесь движутся навстречу друг другу, в то время как неустойчивое веретено разрушается и параллельно плоскости клеточного деления образуется новая система микротрубочек — *фикопласт*. Вероятно, он должен гарантировать формирование борозды деления между дочерними ядрами. Ядерная оболочка в процессе митоза сохраняется. У подвижных клеток жгутики прикреплены к переднему концу. Внутри таких клеток находится система корешковых волокон жгутиков, образованная крестообразно расходящимися четырьмя узкими пучками микротрубочек (рис. 15-16). Эти пучки начинаются от передних базальных телец или вблизи них.

У других зеленых водорослей веретено при делении клетки сохраняется, а в некоторых случаях образуется *фрагмопласт*. Микротрубочки фрагмопласта ориентированы перпендикулярно плоскости деления (рис. 15-15). Веретено остается до тех пор, пока не «разорвется» либо клеточной пластинкой, которая появляется в центре клетки и растет к ее краям, либо бороздой деления. Этот способ менее специализированный, чем с участием фикопласта. Типу клеточного деления придается большое значение в систематике зеленых водорослей.

Классификация зеленых водорослей

Небольшой класс одноклеточных *Micromonadophyceae*, чешуйчатых или голых жгутиковых форм, характеризуется многими, предположительно, предковыми чертами этого отдела. Кроме него современные альгологи выделяют еще четыре класса зеленых водорослей, каждый из которых, как считается, представляет собой самостоятельную ветвь эволюции. Один из них, *Pleurastophyceae* (см. с. 258) — небольшая группа, не рассматривается здесь в деталях. Остальные три класса — обширные группы, включающие большое число хорошо изученных организмов.

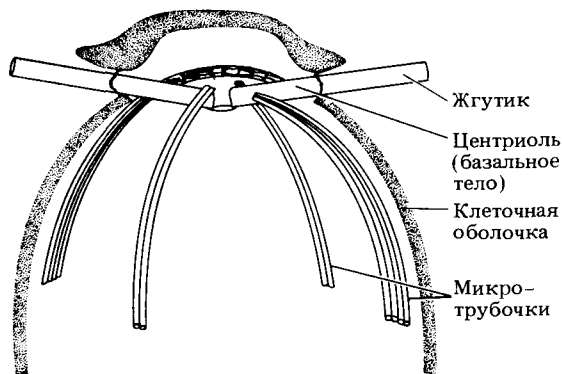


Рис. 15-16. Схема крестообразного расположения микротрубочек, связанных с центриолями (базальными тельцами) жгутиков; этот признак характерен для зеленых водорослей класса *Chlorophyceae*



Рис. 15-17. Электронная микрофотография передней части спермий зеленой водоросли *Coleochaete*; видна многослойная структура рядом с митохондриями. Слой микротрубочек идет от этой структуры к заднему концу клетки, лишенной стенки, и служит для нее цитоскелетом. Жгутиковая и клеточная мембраны покрыты слоем мелких ромбовидных чешуек

Три основных класса зеленых водорослей — *Charophyceae*, *Ulvophyceae* и *Chlorophyceae* — отличаются друг от друга рядом существенных особенностей. У *Chlorophyceae*, образующих фикопласт, нити веретена в анафазе всегда укорачиваются, а у *Charophyceae* и *Ulvophyceae* (сохраняющих при митозе ядерную оболочку) этого обычно не происходит. У последних двух классов ядерная оболочка разрушается в начале митоза, как у растений, а у *Chlorophyceae* сохраняется в течение всего этого процесса. Каждый класс включает одноклеточные жгутиковые формы, являющиеся либо целыми организмами (*Chlorophyceae*), либо репродуктивными клетками — у двух других классов. Предковые формы каждого класса наверняка были одноклеточными жгутиковыми, а многоклеточные организмы появились в каждом из них независимо.

Charophyceae и *Chlorophyceae* обитают в основном в пресной воде, а *Ulvophyceae* — преимущественно в море. Подвижные клетки в этих трех классах сильно различаются: у *Charophyceae* они асимметричны, а у двух других целиком или почти радиально-симметричны. Жгутики у *Charophyceae* боковые или субапикальные, т. е. отходят вблизи верхушки клетки (апекса), и направлены вбок под прямыми углами к ее оси. У *Chlorophyceae* и *Ulvophyceae* они апикальные и направлены вперед (рис. 15-17).

Внутри клеток *Charophyceae* находится система микротрубочек в форме плоской широкой полосы, начинающейся от многослойной структуры вблизи латерально расположенных базальных телец и расходящейся к нижнему концу клетки. Аналогичное образование обнаружено и в подвижных спермий растений. Более того, в пероксисомах у *Charophy-*

сеае образуется фотодыхательный фермент гликолатоксидаза, который, насколько известно, локализован там только у растений, хотя вне пероксисом обнаружен и у некоторых зеленых водорослей. Эти и другие признаки теснее связывают Charophyceae с растениями, чем прочие классы зеленых водорослей, поэтому форму, наиболее близкую к предку растений, по-видимому, нужно искать именно среди представителей данного класса.

Половой процесс у Charophyceae и Chlorophyceae всегда включает образование покоящейся зиготы (зигоспоры), в которой происходит мейоз (см. рис. 10-11, А). В то же время половое размножение у Ulvophyceae часто связано с чередованием поколений и мейозом на стадии споры, а покоящиеся зиготы редки. Жизненный цикл Ulvophyceae, по-видимому, наиболее продвинутый среди этих классов, а у Charophyceae — самый примитивный.

Класс Charophyceae

К этому классу принадлежат одноклеточные, малоклеточные, нитчатые или паренхиматозные представители, родство которых подтверждается многими важными структурными и

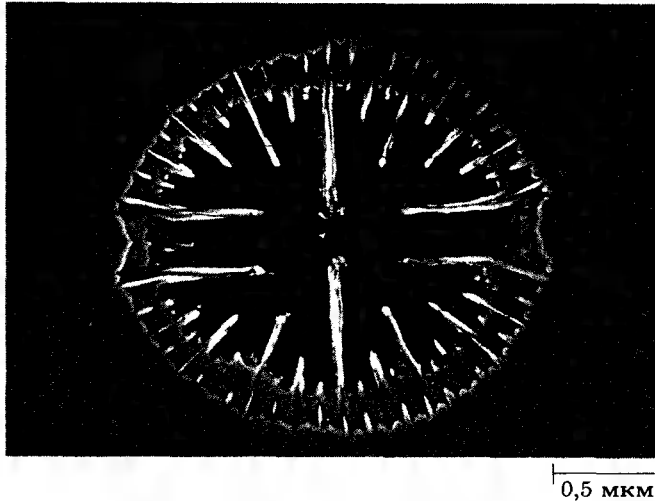


Рис. 15-19. У этой десмидиевой водоросли из рода *Micrasterias* каждая клетка имеет глубокую перетяжку, как и у большинства представителей этой обширной группы одноклеточных пресноводных Charophyceae

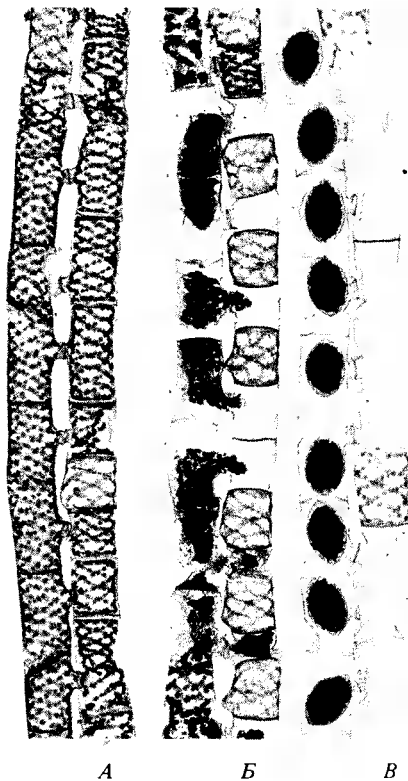


Рис. 15-18. А. Половое размножение у *Spirogyra* требует образования конъюгационных мостиков между клетками сближенных нитей. Б. Содержимое клеток минус-штамма переходит через эти мостики в клетки плюс-штамма. В. Внутри последних происходит сингамия, зигота образует толстую устойчивую стенку и превращается в зигоспору. Вегетативные нити спирогиры гаплоидны и мейоз происходит во время прорастания зигоспор, как и у всех Charophyceae

биохимическими признаками. Среди них—наличие асимметричных жгутиковых клеток с латеральными или субапикальными жгутиками, расположенными под прямым углом к оси клеток; мейоз на стадии зиготы и образование покоящихся зигоспор; наличие многослойной структуры в подвижных клетках, а также особенности клеточного деления. Все Charophyceae имеют устойчивое митотическое веретено, а у некоторых возникает фрагмопласт, способствующий формированию новой клеточной пластинки.

Спирогира (*Spirogyra*, рис. 15-18) — хорошо изученный род неразветвленных нитчатых водорослей, часто образующих пенные или слизистые плавающие скопления в пресных водоемах. Каждая нить покрыта водянистым, слизистым на ощупь чехлом. Название рода указывает на наличие одной или нескольких спирально закрученных лент хлоропластов внутри каждой одноядерной клетки. Хлоропласты содержат многочисленные *пиреноиды*, т. е. дифференцированные участки, являющиеся центрами образования крахмала у зеленых водорослей, но почти всегда отсутствующие в хлоропластах растений. Недавние исследования показали, что у двух других зеленых водорослей здесь концентрируется фермент рибулозобисфосфаткарбоксилаза (см. с. 102). Пиреноиды, возможно, связаны также с превращением сахаров в крахмал, который обычно окружает эти структуры.

Бесполое размножение у спирогиры происходит путем деления клеток и фрагментации нитей, причем ни на одной стадии жизненного цикла нет жгутиковых клеток. Половое размножение по морфологическим признакам нужно отнести к изогамии, однако при этом одна изогамета ведет себя как мужская репродуктивная клетка, двигаясь по конъюгационной трубке, чтобы слиться с другой изогаметой. Мейоз зиготический, с образованием покоящихся зигоспор, как у всех Charophyceae.

Десмидиевые — это крупная группа пресноводных зеленых водорослей, родственная спирогире; у них также нет жгутиковых клеток. Некоторые десмидиевые—нитчатые, но большинство одноклеточные. Строение их клетки необычно тем, что ее стенка состоит из двух половин с узкой

перетяжкой между ними (рис. 15-19). Деление клетки, как и у спирогиры, идет с образованием устойчивого веретена и борозды деления. Некоторые систематики считают, что число видов десмидиевых превышает 10 000.

Charophyceae, сходные по строению с высшими растениями

Две группы зеленых водорослей, рассматриваемые ниже, больше всего напоминают растения деталями клеточного деления, а именно фрагмопластом и разрушением ядерной оболочки в начале митоза. Кроме того, они, как и растения, оогамны. Однако ни одна из этих групп не является их прямым предком, так как каждая в некоторых отношениях слишком специализирована. Растения, вероятно, произошли от вымершего представителя Charophyceae, о чем говорит их близкое сходство с ними.

Первая группа, которую мы будем рассматривать в связи с происхождением растений, — порядок Coleochaetales, включающий нитчатые разветвленные, дисковидные и одно-клеточные формы. Род *Coleochaete* с видами, произрастающими на поверхности погруженных пресноводных растений, имеет особенно сложное строение (рис. 15-17, 15-20). Эти водоросли при бесполом размножении образуют зооспоры; их зиготы покрыты слоем стерильных клеток, образующимся после оплодотворения. Отдельные особи *Coleochaete* могут состоять из массы дихотомически ветвящихся нитей или иметь дисковидную форму. Вегетативные клетки — одноядерные, с одним крупным хлоропластом и одним или более пиреноидами. Клеточное деление может идти на апексах нитей или по краям диска в зависимости от жизненной формы.

Этот род считается близким к возможному предку высших растений. Некоторые его виды паренхиматозные и растут с участием краевой меристемы диска; размножение оогамное, зиготы защищены слоем клеток. Как и некоторые другие Charophyceae, род *Coleochaete* сходен с растениями также присутствием фрагмопласта, фотодыхательного фермента гликолатоксидазы в пероксисомах, а также многослойной структурой, связанной с жгутиками у репродуктивных клеток (см. рис. 15-17). Кроме того, обнаружены ископаемые формы, существовавшие примерно в эпоху возникновения первых растений и, по-видимому, напоминающие

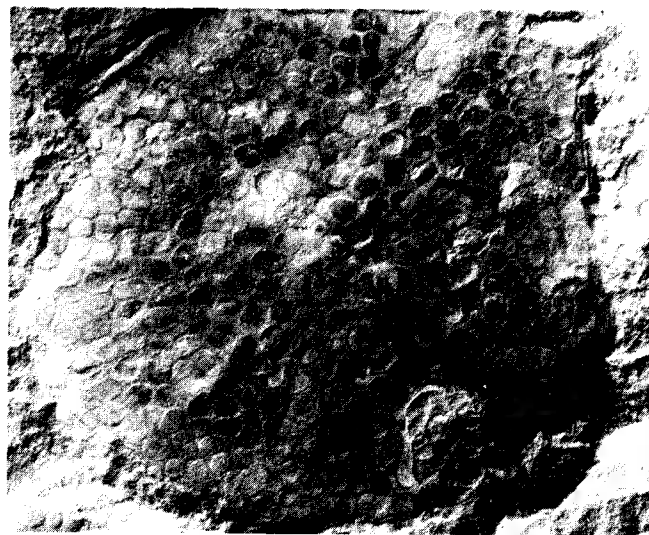
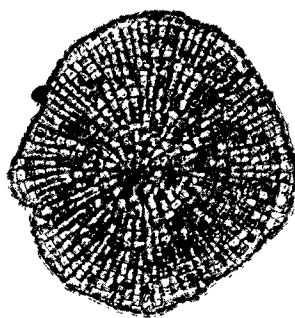


Рис. 15-21. *Parka decipiens* — ископаемая девонская водоросль возрастом около 380 млн. лет — сильно напоминает *Coleochaete* по форме, структуре и химии. У этого организма обнаружены многие признаки, которые позволяют предполагать его родственные связи с группой водных протистов, от которых возникли бриофиты и сосудистые растения

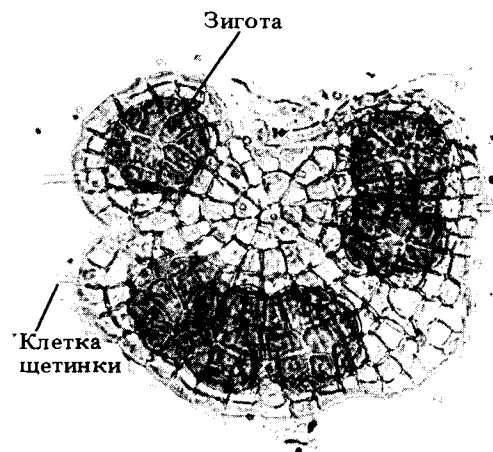
Coleochaete (рис. 15-21). Хотя сам этот род, вероятно, не является предком растений, его признаки, включая ряд структурных и биохимических адаптаций, полезных для жизни на суше, позволяют проследить путь, по которому могла идти эволюция земной флоры.

Порядок харовых (Charales) — вторая группа похожих на растения Charophyceae (рис. 15-22). Эти своеобразные зеленые водоросли обитают в пресной или солоноватой воде. Некоторые из них имеют сильно обызвествленные клеточные стенки, поэтому хорошо сохранились в ископаемом виде. Сейчас существует около 250 видов харовых. Строение их довольно сложно: рост апикальный, как у растений; тело

Рис. 15-20. А. *Coleochaete* со стебля водного цветкового растения, обитающего на озерном мелководье. Б. Особи этого вида *Coleochaete* представляют собой паренхиматозный диск толщиной обычно в один слой клеток. Крупные клетки — зиготы — защищены другими клетками. От диска отходят щетинковидные клетки с чехлом у основания. *Coleochaete* означает «щетинка в ножнах». Полагают, что щетинки защищают водоросль от поедания водными животными



А

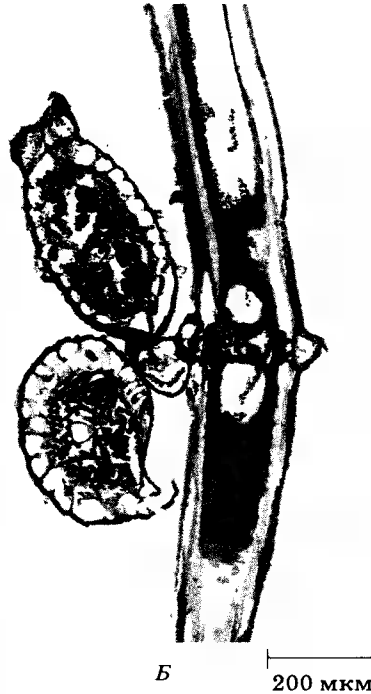


Б

100 мкм



А



Б

200 мкм

Рис. 15-22. А. *Chara*, харовая водоросль, произрастающая на мелководье в озерах умеренной зоны. Четко виден ее своеобразный тип роста. Б. Ее сегмент с гаметангиями: сверху — оогоний, снизу — антеридий

дифференцировано на узлы и междоузлия. В узлах возникают мутовки коротких ветвей, а междоузлия ценоцитные. Спермии харовых образуются в многоклеточных антеридиях, более сложных по строению, чем у прочих групп протистов, а яйцеклетки — в оогониях, устроенных проще антеридиев. Спермии — единственные жгутиковые клетки в жизненном цикле харовых.

Класс Ulvophyceae

Этот класс — единственный среди зеленых водорослей, который содержит в основном морские формы. Их жгутиковые клетки могут быть чешуйчатыми или «голыми», как у некоторых Charophyceae, но они почти радиально симметричны и несут верхушечные, направленные вперед жгутики, как у Chlorophyceae. Как и у последних, у Ulvophyceae, их может быть два, четыре или много, а у Charophyceae только два. Что касается деталей клеточного деления, то у Ulvophyceae, — закрытый митоз с сохраняющейся ядерной оболочкой; веретено деления также не исчезает при цитокинезе. Это единственная группа зеленых водорослей с чередованием поколений и мейозом на стадии спор; в отличие от двух других подробно разбираемых здесь классов Ulvophyceae редко образуют покоящиеся зигоспоры.

Представители Ulvophyceae могут состоять из нескольких клеток, иметь форму нитей или плоских клеточных слоев, быть паренхиматозными или ценоцитными. Все нитчатые или более сложные формы морских зеленых водорослей имеют признаки этого класса, возникшего, вероятно, в отличие от других классов рассматриваемого отдела в море.

Первая эволюционная ветвь Ulvophyceae включает нитчатые формы с крупными многоядерными клетками, разделенными между собой септами. К ним относится род *Cladophora* (рис. 15-23), широко распространенный в пресной и морской воде. У его представителей нити растут в виде плотных скоплений, которые либо свободно плавают, либо прикреплены к камням или растениям; нити удлиненные и ве-

тятся ближе к концам. Каждая клетка содержит единственный периферический сетчатый хлоропласт с большим пиреноидом. У морских видов рода чередуются изоморфные поколения, а у пресноводных чередование отсутствует — по-видимому, утеряно в ходе эволюции.

Другой представитель этой ветви — *Ulothrix*, водоросль, обычная в холодных ручьях, прудах и озерах. Ее нити прикреплены к камням или другим субстратам с помощью особой структуры (рис. 15-24). Все клетки нитей в основном одинакового строения и содержат один кольцеобразный хлоропласт, пиреноид и ядро. Бесполое размножение происходит путем образования четырехжгутиковых зооспор, а половое — с участием изогамет с двумя жгутиками. Мейоз завершается перед прорастанием зиготы, поэтому нити *Ulothrix* гаплоидны. Хотя несколько групп зеленых водорослей, ранее относимых к видам *Ulothrix*, на самом деле являются представителями Chlorophyceae (см. рис. 15-37), сам этот род входит в класс Ulvophyceae.

Род ульва (*Ulva*), известный под названием «морской салат», характеризуется иным типом роста. Эти обычные водоросли встречаются вдоль морских побережий всех умеренных областей земного шара (рис. 15-25). Отдельные особи ульвы имеют блестящий плоский *таллом*, или слоевище (просто организованное, относительно недифференцированное вегетативное тело), толщиной в два слоя клеток, а длиной в исключительных случаях до метра и более. Таллом прикрепляется к субстрату выростами базальных клеток. Каждая его клетка содержит одно ядро и хлоропласт. Ульва анизогамна; как большинство Ulvophyceae, имеет чередование изоморфных поколений (рис. 15-26).

Водоросли морского порядка сифоновых (Siphonales) характеризуются очень крупными ветвистыми ценоцитными клетками, которые редко септированы и появляются в результате многократного ядерного деления без образования клеточных стенок (рис. 15-27). К этому порядку относится уже упоминавшийся вид *Codium magnum*. Клеточные стенки возникают у сифоновых только на стадии размножения.



А

Рис. 15-23. *Cladophora* из класса Ulvophyceae — широко распространенная водоросль, обитающая в морской и пресной воде. У морских видов происходит чередование поколений, как у большинства Ulvophyceae, а у пресноводных его нет. А. Ветвящиеся нити *Cladophora*. Б. Участок ветвящейся нити. В. Часть клетки с сетчатым хлоропластом. Г. Начало ветвления в апикальной части клетки. Д. Отдельная особь *Cladophora*, растущая в медленно текущем ручье в Калифорнии



Б

100 мкм



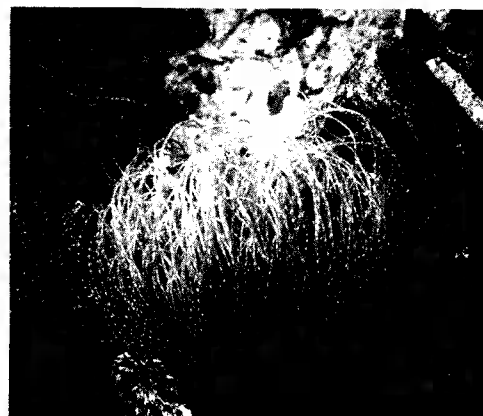
В

25 мкм



Г

25 мкм



Д

Рис. 15-24. *Ulothrix* — представитель класса Ulvophyceae с неразветвленной нитчатой структурой. Нить слева с плотным содержанием клеток состоит из спорангиев, в которых формируются зооспоры. Другие нити — вегетативные. На правой нити виден прикрепительный аппарат



0,1 мм

Одна из этих водорослей — *Valonia*, обычная в тропических водах, — широко использовалась в исследованиях этих стенок и в физиологических экспериментах, требующих большого объема клеточного сока. *Valonia* кажется одноклеточной, а на самом деле это крупный многоядерный пузырек с ризоидами и молодыми веточками (рис. 15-27, Б), достигающий до размеров куриного яйца. Другой хорошо известный представитель сифоновых — ацетабулярия (*Acetabularia*), широко использовавшаяся в экспериментах по генетической регуляции дифференцировки. Ядра сифоновых, как правило, диплоидные; гаметы — единственные гаплоидные клетки в жизненном цикле.

Хлоропласты некоторых представителей этих водорослей (включая *Codium*) становятся симбионтами в теле морских голожаберных моллюсков, лишенных раковин. Эти животные поедают водоросли, хлоропласты которых сохраняются и делятся в клетках дыхательной полости. На свету эти хлоропласты фотосинтезируют столь эффективно, что по некоторым данным у моллюска *Placobranchus ocellatus* кислород может образовываться быстрее, чем потребляться в процессе дыхания животного.

Недавно было обнаружено, что один род сифоновых, *Halimeda* (рис. 15-28), содержит вторичный метаболит, значительно снижающий выедание водоросли растительоядными рыбами и, по-видимому, служащий своеобразной химической защитой этих широко распространенных тропических



Рис. 15-25. «Морской салат» *Ulva* — широко распространенный представитель класса Ulvophyceae, растущий по камням, сваям и сходным субстратам на морском мелководье всего земного шара

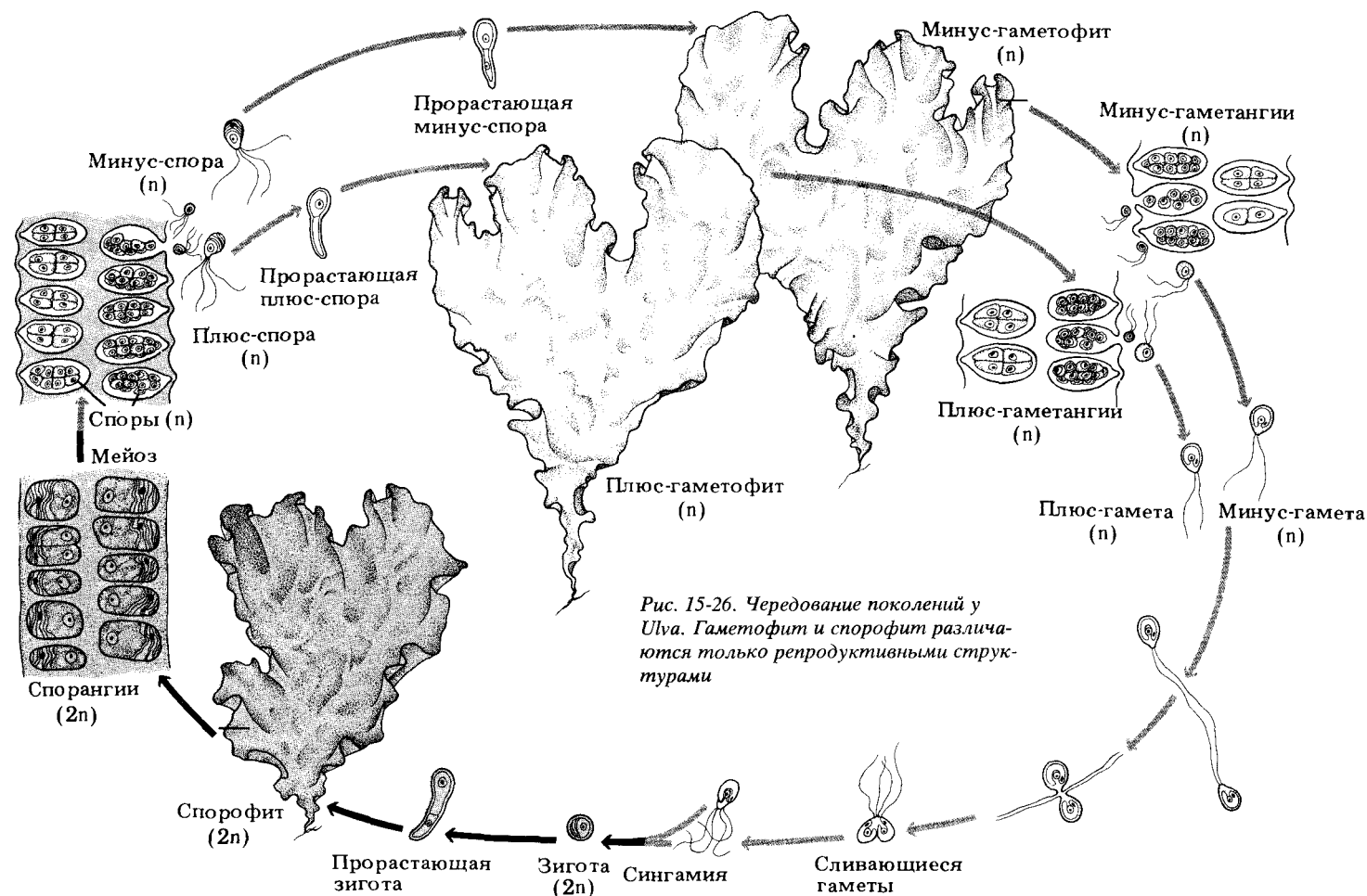
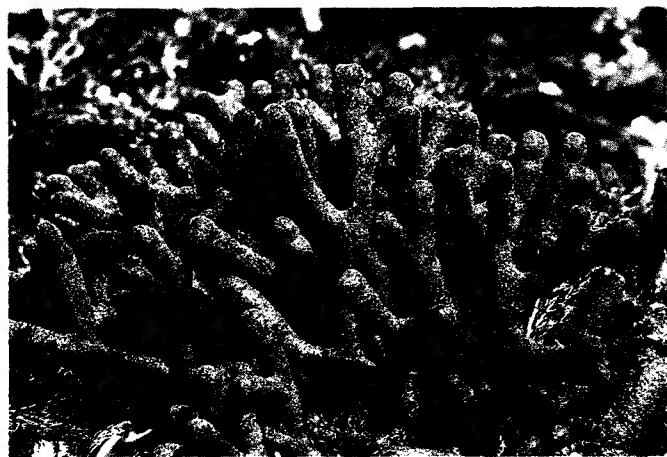


Рис. 15-26. Чередование поколений у *Ulva*. Гаметофит и спорофит различаются только репродуктивными структурами

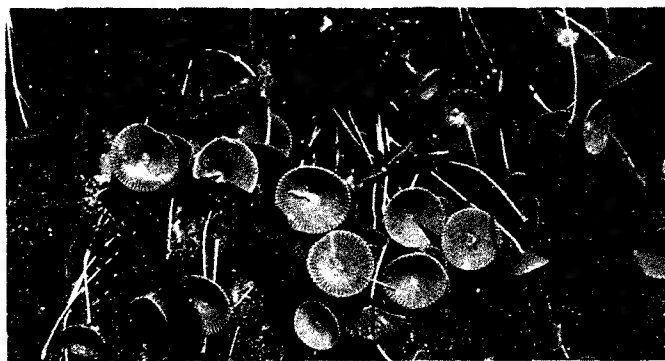


А



Б

10 мм



В

Рис. 15-27. Три рода сифоновых водорослей (класс Ulvophyceae). А. Один из видов *Codium*, обильный вдоль атлантического побережья. Б. *Vallonia* обычно встречается в тропических водах, особи часто близки по размеру куриному яйцу. В. *Acetabularia* — «винный бокал для русалки» — водоросль в форме шляпочного гриба. Сифоновые водоросли на заднем плане — *Dasycladus*; фотография сделана на Багамских островах

протистов, часто являющихся самыми многочисленными фототрофными организмами рифовых сообществ, в которых они обитают. Такие токсичные вещества, вероятно, широко распространены среди водорослей и будут открываться с каждым годом все чаще.

Класс Chlorophyceae

Большинство зеленых водорослей принадлежит к этой разнообразной группе, для которой характерно деление клеточки с участием фикопласта. Этот уникальный признак указывает на то, что от представителей данного класса не возникла ни одна известная группа организмов. К Chlorophyceae относятся жгутиковые и лишённые жгутиков одноклеточные водоросли, формы из нескольких клеток, подвижные или неподвижные колонии, нитчатые и паренхиматозные виды, обитающие в основном в пресной воде, хотя несколько одноклеточных планктонных видов встречается в прибрежных зонах морей. Некоторые представители класса ведут в основном сухопутный образ жизни и растут в почве или на древесине.

Подвижные одноклеточные Chlorophyceae

К наиболее простым формам Chlorophyceae относятся одноклеточные двужгутиковые организмы из порядка Chlamydomonadales. Лучше всего изучен из них род хламидомонада (*Chlamydomonas*), включающий обыкновенные в пресных водах зеленые водоросли. Отдельные особи мелкие (как правило, меньше 25 мкм в длину), имеют зеленую окраску и округлую или грушевидную форму (рис. 15-29). Они быстро перемещаются специфическими резкими толчками, обусловленными биением двух гладких жгутиков, отходящих от более узкого переднего конца клетки. Двигаясь в противоположных направлениях, они продвигают водоросль сквозь толщу воды.

Каждая клетка хламидомонады имеет крупный массивный хлоропласт, содержащий красное пигментное тельце, *стигму* («глазок»), возможно, играющее роль экранирующего устройства, связанного со светочувствительной зоной. Недавние исследования показали, что фоторецептор

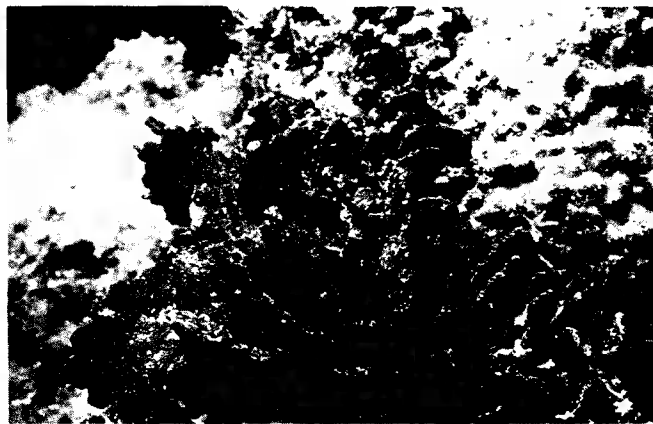


Рис. 15-28. *Halimeda* — сифоновая водоросль, часто господствующая на рифах в теплых водах всего земного шара. Этот протист образует неприятные на вкус вещества, отпугивающие рыб и других морских растительноядных

хламидомонады гомологичны родопсину, зрительному пигменту многоклеточных животных. Предполагают, хотя это пока не доказано, что такой же зрительный пигмент содержится в «глазке» динофлагеллят, что свидетельствует об очень древнем его происхождении. Особи хламидомонады могут двигаться на свет определенной интенсивности. Недавно высказано мнение, что они также способны ориентироваться в магнитном поле, но это еще нуждается в подтверждении, и механизм такой ориентации неясен.

Хлоропласт хламидомонады содержит пиреноид близкой к округлой формы. Одноядерный протопласт окружен плазматической мембраной, снаружи от которой находится тонкая гликопротеиновая оболочка, богатая гидроксипролином. Целлюлоза в клеточной стенке отсутствует. На переднем конце клетки расположены две сократительные вакуоли, собирающие избыток воды и выделяющие ее наружу.

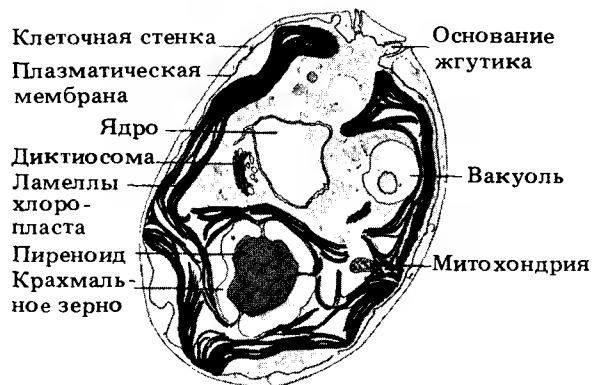


Рис. 15-29. *Chlamydomonas* — одноклеточная зеленая водоросль. На этой электронной микрофотографии можно видеть только основания жгутиков

В определенных внешних условиях клетки хламидомонады становятся неподвижными. При этом они обычно теряют жгутики, а их стенка желатинизируется. Когда условия меняются, жгутики могут снова появиться и клетка опять становится свободноплавающей.

Хламидомонада размножается бесполом и половым путями. В первом случае гаплоидное ядро обычно делится митотически с образованием под родительской клеточной стенкой четырех дочерних клеток. Каждая из них затем выделяет вокруг себя оболочку и образует жгутики. Эти клетки секретируют фермент, разрушающий материнскую оболочку, после чего они могут выйти наружу, хотя, даже полностью сформировавшись, часто остаются некоторое время внутри нее. У древних жгутиковых такие скопления дочерних клеток могли быть предшественниками колониальных организмов.

Половое размножение, известное у некоторых видов хламидомонады, осуществляется путем слияния особей, принадлежащих к разным типам спаривания (рис. 15-30). У вегетативных клеток азотное голодание стимулирует образование гамет, напоминающих эти клетки и скапливающихся в группы. Внутри этих скоплений формируются пары, в которых гаметы соединены сначала жгутиковыми мембранами, а затем тонким протоплазматическим тяжем у основания жгутиков. После образования этого протоплазматического мостика жгутики разъединяются, и одна или обе их пары начинают бить, перемещая частично слившиеся гаметы в воде. Затем происходит полное слияние. Вскоре после этого жгутики укорачиваются и в конечном итоге вообще исчезают, а вокруг диплоидной зиготы возникает толстая стенка. Толстостенная устойчивая зигота (зигоспора) проходит стадию покоя, в конце которой происходит мейоз с образованием четырех гаплоидных клеток с двумя жгутиками и собственной клеточной стенкой каждая. Эти клетки могут либо бесполо размножаться простым делением, либо сливаться с клетками другого штамма спаривания, давая новую зиготу. Таким образом, у хламидомонады мейоз зиготический (см. рис. 10-11, А) и в жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза.

У многих видов хламидомонады клетки двух различных типов спаривания (условно обозначаемые значками «+» и «-») изогамны, т. е. одинаковы по размеру и строению. Помимо изогамных видов в этом роде имеются анизогамные (женская гамета еще подвижная, но крупнее мужской) и оогамные (с неподвижной женской гаметой) (рис. 15-31). Таким образом, в пределах одного рода встречаются все типы различий между гаметами, известные у водорослей.

В прошлом хламидомонаду считали примитивной формой рассматриваемого отдела, однако этот род имеет много продвинутых признаков, характерных для других *Chlorophyceae*, и не похож в деталях на предка всех зеленых водорослей. Хламидомонадоподобные клетки напоминают некоторых представителей специализированных эволюционных ветвей этого класса, обсуждаемых ниже.

Неподвижные одноклеточные *Chlorophyceae*

Хлорелла (*Chlorella*) — одноклеточная зеленая водоросль без жгутиков, глазков и сократительных вакуолей; имеет округлую форму и по размерам меньше хламидомонады (рис. 15-32). В природе хлорелла широко распространена в пресной и соленой воде, а также почве. Каждая клетка содержит чашевидный хлоропласт с пиреноидом или без него и мелкое ядро. Единственный известный способ размножения

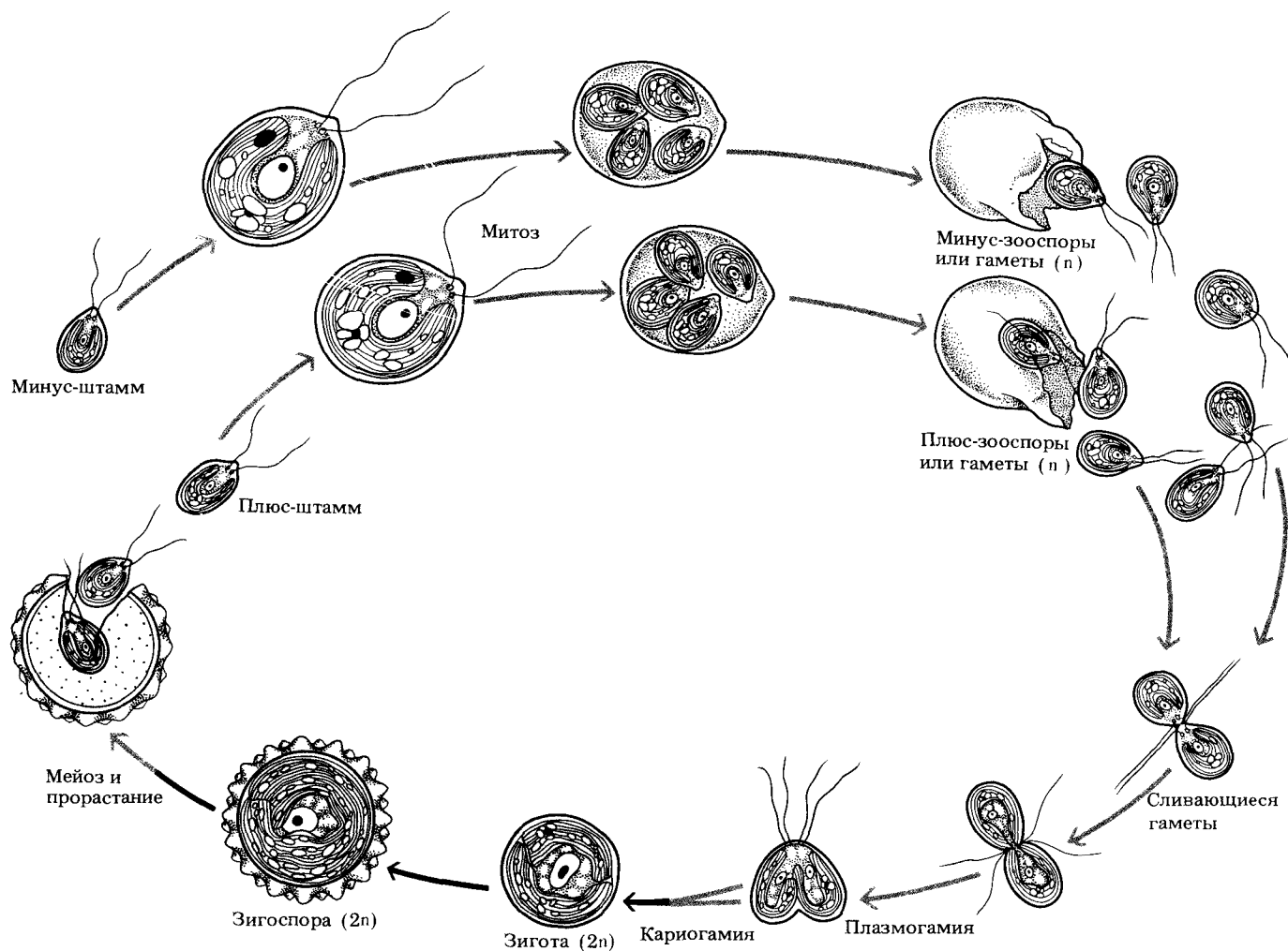


Рис. 15-30. Жизненный цикл хламидомонады. Половое размножение происходит, когда гаметы разных типов спаривания сближаются, слипаясь сначала своими жгутиковыми мембранами, а затем образуя тонкий протоплазматический

тяж — конъюгационный мостик. Протопласты обеих клеток полностью сливаются (плазмогамия), после чего объединяются их ядра (кариогамия). Затем вокруг диплоидной зиготы обра-

зуется толстая стенка. После периода покоя происходит мейоз и формируются четыре гаплоидные особи. Их бесполое размножение чаще всего идет путем простого деления

— бесполой, причем каждая гаплоидная клетка митотически делится дважды или трижды с образованием соответственно четырех или восьми потомков.

Хлорелла, первая выращиваемая в культуре водоросль, широко использовалась при изучении некоторых основных этапов фотосинтеза. Легкость культивирования делает ее идеальным экспериментальным организмом. Сейчас исследуется возможность использования хлореллы как источника питания для человечества (рис. 15-33). Опытные установки

по ее выращиванию были созданы в США, ФРГ, Японии и Израиле. Японцы научились перерабатывать эту водоросль в безвкусный белый порошок, богатый витаминами и белком. Его можно смешивать с мукой при изготовлении хлебобулочных изделий. Недавно изучена возможность применения хлореллы для получения энергии; в этих экспериментах она выращивается вместе с бактерией, превращающей синтезируемый водорослью крахмал в липиды. Такие системы можно использовать на баржах или платформах в открытом

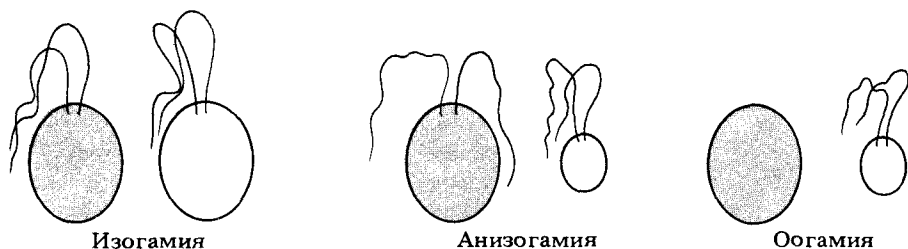


Рис. 15-31. Типы полового размножения в зависимости от формы гамет; каждый из них обнаружен по крайней мере у одного вида хламидомонады. При изогамии гаметы одинаковы по размеру и форме. При анизогамии одна гамета, условно называемая мужской, мельче второй. При оогамии женская гамета неподвижна

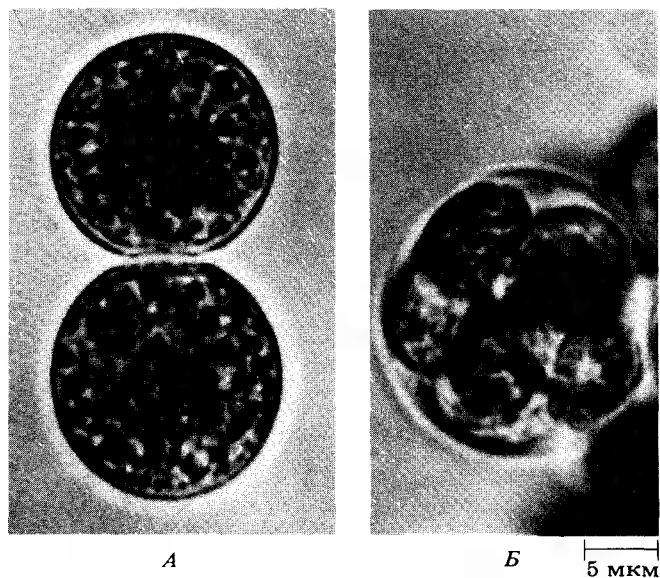
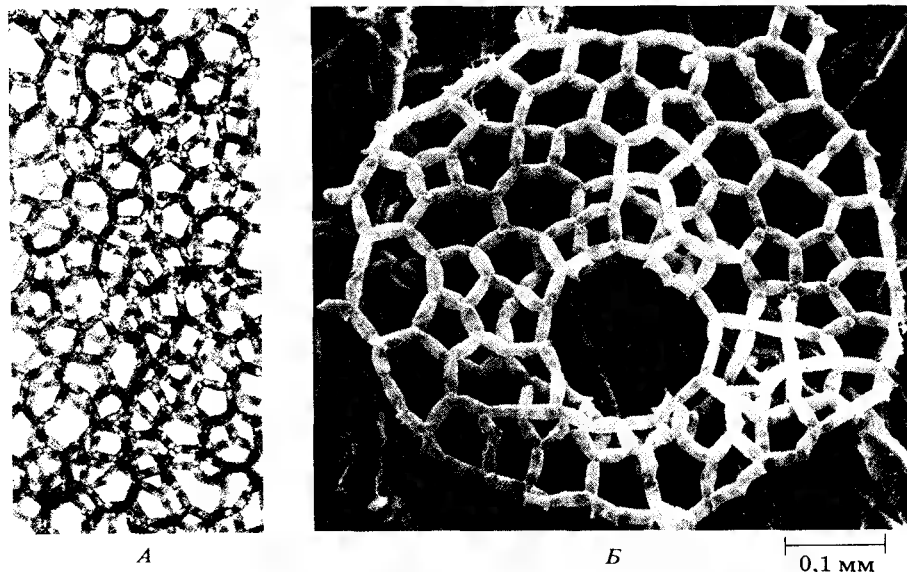


Рис. 15-32. *Chlorococcum echinozygum* — близкий родственник хлореллы, обыкновенная почвенная водоросль. А. Две особи. Б. Образование спор бесполого размножения в результате митоза внутри клетки



Рис. 15-33. Эти бассейны под открытым небом в Седэ-Бокер (Израиль) используются для проведения опытов, связанных с возможным промышленным получением белка из хлореллы. Хотя стоимость белка при этом выше, чем при его производстве из сои, что частично связано с неравномерным освещением воды в бассейнах, тем не менее эксперименты продолжают и, как считают специалисты, вполне могут увенчаться успехом

Рис. 15-34. А. «Водяная сеточка», *Hydrodictyon* — представитель колониальных Chlorophyceae. Б. Фотография в сканирующем электронном микроскопе сплюсненной молодой колонии *Hydrodictyon reticulatum*



океане или даже в космосе, что объясняет современную заинтересованность в их разработке. Другие водоросли, образующие большие количества углеводов, также изучаются с точки зрения возможного промышленного применения.

Неподвижные колониальные Chlorophyceae

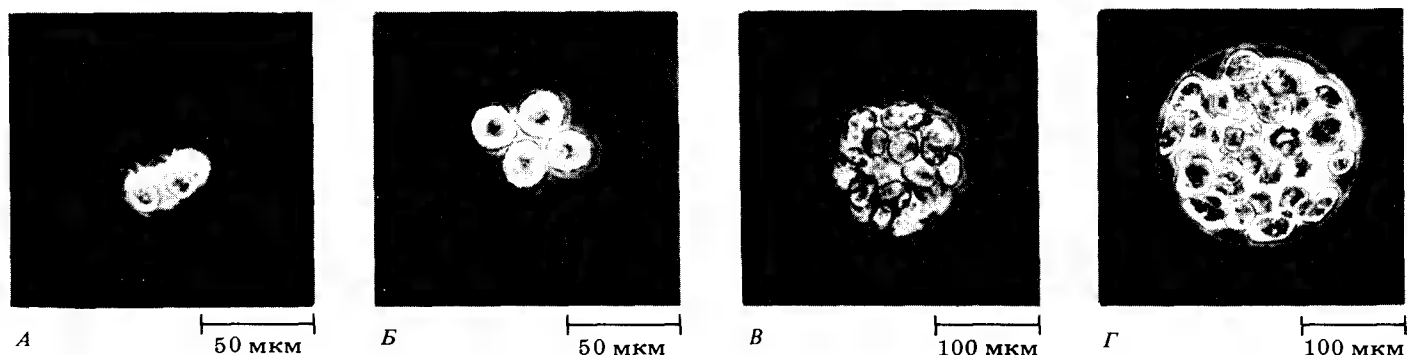
Hydrodictyon, «водяная сеточка», — неподвижный колониальный представитель этого класса (рис. 15-34). При благоприятных условиях эта водоросль образует крупные скопления в прудах, озерах и медленно текущих ручьях. Каждая колония состоит из многих удлинённых клеток, расположен-

ных в виде крупного полого цилиндра. Клетки сначала одноядерные, а затем становятся многоядерными. В зрелом состоянии каждая из них имеет обширную центральную вакуоль и пристенную цитоплазму, где располагаются ядра и крупный сетчатый хлоропласт с многочисленными пиреноидами. Бесполом путем *Hydrodictyon* размножается, образуя одноядерные двужгутиковые зооспоры. В конечном итоге зооспоры собираются в группы по четыре—девять (чаще всего по шесть) внутри цилиндрической материнской клетки, теряют жгутики и формируют дочерние колонии. Половой процесс у этого рода изогамный, с зиготическим мейозом, как у всех представителей Chlorophyceae с половым размножением.

Рис. 15-35. Несколько колониальных Chlorophyceae. А, Б — *Gonium* в двух ракурсах. В — *Pandorina*. Г — *Eudorina*. Клетки этих водорослей похожи на хла-

мидомонаду; они соединены слизистым матриксом в многоклеточные колонии, которые передвигаются за счет биения

жгутиков отдельных клеток. У различных родов уровень специализации клеток неодинаков



Подвижные колониальные Chlorophyceae

У подвижных колониальных родов этого класса хламидомонадоподобные формы объединены в колонии, передвигающиеся за счет биения жгутиков отдельных клеток (рис. 15-35). Представителей этой группы часто называют вольвоксовыми — по роду вольвокс (*Volvox*), самому крупному и сложному из них колониальному организму (рис. 15-36). В колониях некоторых водорослей такого типа клетки связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками, обеспечивающими интеграцию организма как единого целого. Наиболее просто устроенный представитель этой группы — гониум (*Gonium*, рис. 15-35, А, Б). Его колония состоит из отдельных клеток, которые удерживаются вместе студенистым матриксом. Каждая колония построена из 4, 8, 16 и 32 клеток (в зависимости от вида), образующих слегка изогнутый щитовидный диск. Жгутики клеток бьют по-отдельности, двигая всю колонию вперед. Каждая клетка может делиться, образуя новую колонию.

Близкородственный организм пандорина (*Pandorina*) представляет собой плотно упакованную яйцевидную или эллипсоидальную колонию из 16 или 32 клеток, собранных внутри матрикса (рис. 15-35, В). Колония полярна, причем на одном ее конце глазки клеток крупнее. Каждая клетка несет два жгутика, а поскольку все они обращены наружу, пандорина вращается в воде, как мяч. Когда клетки достигают максимального размера, колония опускается на дно, где каждая клетка делится, образуя дочернюю колонию. Последние остаются вместе, пока у всех не разовьются жгутики. Затем материнский матрикс вскрывается, подобно ящику Пандоры (отсюда и название водоросли), выпуская в воду новые организмы.

Eudorina — сферическая колониальная форма из 32, 64 или 128 (у различных видов) зеленых жгутиковых клеток (рис. 15-35, Г). Она отличается от гониума и пандорины тем, что некоторые меньшие другие клетки на переднем относительно направления движения ее конце не могут размножаться с образованием новых колоний. Таким образом, здесь началась функциональная специализация клеток.

Однако самый интересный представитель этих колониальных зеленых водорослей — вольвокс (рис. 15-36). Он представляет собой полую сферу, образованную одним слоем из 500—60 000 (у разных видов) двужгутиковых вегетативных и небольшого числа репродуктивных клеток. Когда вольвокс, кружась, перемещается в воде, он кажется враща-

ющейся Вселенной из множества звезд, закрепленных на невидимой небесной тверди.

Колонии этого вида полярны, т. е. у них различаются передний и задний полюсы. Жгутики каждой клетки бьют таким образом, что весь организм, продвигаясь вперед

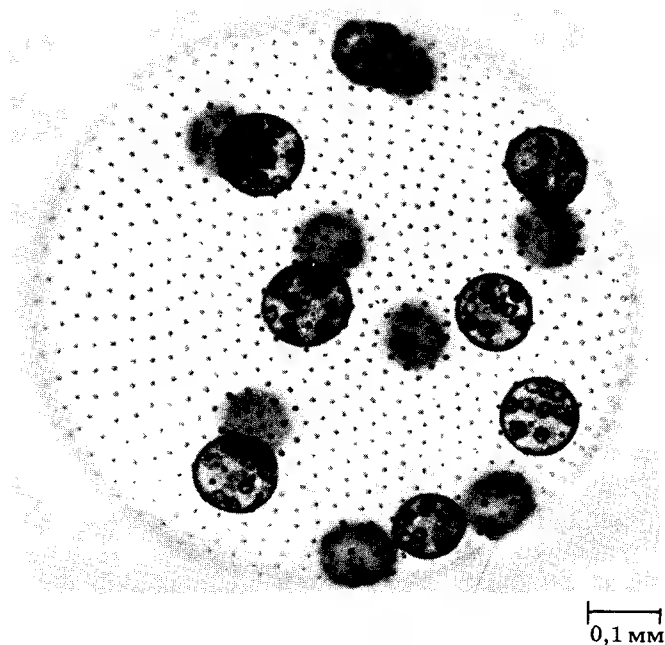


Рис. 15-36. Бесполое размножение *Volvox carteri*. На периферии прозрачной сферы находится около 2000 мелких хламидомонадоподобных соматических клеток; в зрелой колонии этого вида они не связаны между собой, как у некоторых других представителей рода. У приводимого здесь организма 16 репродуктивных клеток внутри сферы уже поделились, образовав молодые сферы с примерно 2000 крошечных соматических клеток и 16 репродуктивными клетками. Затем каждая дочерняя колония «проест» выход из материнской, выйдет наружу и цикл повторится

(обычно к свету на большинстве стадий жизненного цикла), вращается вокруг своей оси по часовой стрелке.

Большинство клеток этой сферической колонии чисто вегетативные, а немногие связанные с бесполом размножением, как правило, особым образом расположены в заднем полушарии. У некоторых видов вольвокса клетки бесполого размножения не вполне различимы в молодых сферах, но позднее начинают выделяться, проходя последовательные циклы роста и деления. В конце концов эти делящиеся клетки образуют дочерние сферы, которые «вылупляются» из родительской, выделяя особый фермент, растворяющий ее прозрачный матрикс. У более продвинутых представителей рода такие репродуктивные клетки обособляются в каждом цикле размножения очень рано и все время структурно и функционально отличаются от вегетативных, или соматических (рис. 15-36). У этих видов, например у *Volvox carteri* (рис. 15-36), наблюдается настоящее «разделение труда» между двумя взаимозависимыми типами клеток: подвижные соматические выносят неподвижные репродуктивные к поверхности воды, где достаточно света и CO_2 для фотосинтеза. Таким образом, наиболее продвинутые представители *Volvox* уже не просто колониальные, а многоклеточные дифференцированные организмы, как растения и животные.

Половое размножение у вольвокса всегда оогамное, хотя существенно варьирует в деталях у разных видов. В одних случаях яйцеклетки и спермии могут возникать в пределах одной сферы, в других представители генетически однородного клона (происшедшие бесполом путем от одной особи) становятся мужскими и женскими колониями, а обоеполые сферы неизвестны. Однако у более продвинутых видов пол генетически детерминирован, и каждый возникший бесполом путем клон является либо мужским, либо женским. У всех изученных видов половое размножение в популяции колоний синхронизировано с помощью химических половых индукторов. Эти молекулы синтезируются сферой, достигшей «половой зрелости» за счет какого-то еще не вполне ясного механизма. Одна мужская колония *V. carteri* может выделить количество индуктора, достаточное для перехода к половому размножению более 0,5 млрд. других колоний этого вида.

Вольвокс — один из наиболее просто организованных многоклеточных организмов с четким «разделением труда» между клетками. Половой индуктор этой водоросли относится к наиболее сильным из известных в настоящее время

биологически активным веществам. Поэтому с данным родом (особенно с *V. carteri*) в последние годы связано большое количество исследований. Подобно другим родственным водорослям, вольвокс гаплоиден, т. е. мутантные гены у него не маскируются доминантными аллелями и влияющие на развитие мутации могут быть легко обнаружены. Уже выделены сотни штаммов со специфическими наследственными дефектами, на которых исследуется регуляция клеточной дифференцировки специфическими генами.

Подводя итоги, необходимо отметить, что увеличение специализации у колониальных Chlorophyceae прослеживается по нескольким направлениям. Во-первых, происходит увеличение числа клеток и размеров колоний. Во-вторых, идет морфофункциональная специализация клеток. Наконец, возрастает половая специализация, параллельная отмеченной в роде *Chlamydomonas*. Так, *Gonium* и *Pandorina* изогамны, а *Eudorina* и *Volvox* оогамны. Тем не менее эта ветвь эволюции явно тупиковая, поскольку не дала начала более сложно организованной группе организмов.

Нитчатые и паренхиматозные Chlorophyceae

Представители порядков Chaetophorales и Oedogoniales имеют наиболее сложное строение среди водорослей данного класса. Их клетки часто специализированы с точки зрения выполняемых функций или положения в теле протиста и соединены между собой плазмодесмами, как у растений. Хотя многие роды этих групп при делении клеток образуют, как и растения, клеточную пластинку (рис. 15-37), они имеют также фикопласт, как все Chlorophyceae, поэтому не могут считаться предками растений. Кроме того, как и у всех Chlorophyceae, в течение митотического цикла сохраняется ядерная оболочка.

Среди нитчатых представителей этого класса *Stigeoclonium* (рис. 15-37) внешне напоминает *Ulothrix* (рис. 15-24), но имеет все признаки Chlorophyceae. Эти два рода вместе с другими Chlorophyceae объединяли в один, но теперь детальные исследования с помощью электронной микроскопии показали их принадлежность к разным классам. У *Stigeoclonium* в отличие от *Ulothrix* разветвленные нити.

Fritschella — это наземная водоросль, по большинству микроскопических признаков сходная с *Stigeoclonium*, но более сложная по строению. Ее тело состоит из подземных ризоидов, паренхиматозных стелящихся тяжей вблизи поверх-

Митохондрии Ядро



Рис. 15-37. *Stigeoclonium* — представитель класса Chlorophyceae, относимый раньше к роду *Ulothrix* (Ulvophyceae). Деление клетки у *Stigeoclonium* происходит с образованием клеточной пластинки, которая почти полностью сформировалась на стадии цитокинеза, показанной на этой электронной микрофотографии. Ядра находятся рядом, так как веретено деления исчезло на стадии телофазы прошедшего митоза. Фикопласт не заметен из-за относительно малого увеличения

ности почвы и двух типов прямостоячих выступающих из нее веточек (рис. 15-38). *Frittschiella* обитает также на влажных поверхностях — сырых стенах, стволах деревьев, листьях. Она, как и растения, приспособилась к наземному образу жизни и имеет некоторые признаки, вероятно, присущие их предковым формам.

Oedogonium — неразветвленная нитчатая водоросль, прикрепленная к субстрату особым приспособлением. У нее весьма своеобразные признаки, особенно в отношении клеточного деления. Клетки этого рода одноядерные с периферическим сетчатым хлоропластом. Когда клетка делится, то у верхнего (апикального) ее конца из материала клеточной стенки образуется кольцо в форме бублика. После деления ядра одно из дочерних ядер мигрирует к верхнему концу клетки, стенка которой резко разрывается точно у этого кольца. Затем оно вытягивается в цилиндр, образуя стенку верхней дочерней клетки, расположенной ближе к апексу нити. Новая поперечная перегородка формируется в плоскости фикопласта сразу же за краем разорванной родительской стенки. В результате удлинения кольца края исходной материнской клетки отгибаются наружу, образуя характерные рубцы (рис. 15-39), указывающие на число происшедших ранее делений.

Бесполое размножение *Oedogonium* происходит зооспорами, образующимися по одной на клетку. Каждая зооспора имеет венчик из примерно 120 жгутиков. Половое размноже-

ние — оогамия (рис. 15-40). Каждый антеридий образует два многожгутиковых спермия, а каждый оогоний — одну яйцеклетку. Мейоз зиготический, как и у всех *Chlorophyceae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной главе описаны три полностью или частично многоклеточных отдела протистов — красные (*Rhodophyta*), бурые (*Phaeophyta*) и зеленые (*Chlorophyta*) водоросли. Их представители в основном обитают в воде, причем бурые и красные водоросли занимают важное место в морских экосистемах, а зеленые часто обильны в пресных водоемах. Однако несколько родов зеленых водорослей обитает в морях, а бурых и красных водорослей — в пресной воде. Во всех этих местообитаниях представители рассмотренных отделов играют экологическую роль, сравнимую с ролью растений на суше.

Различные отделы водорослей, вероятно, возникли в результате симбиоза гетеротрофных, близких к простейшим эукариотических клеток и фотосинтезирующих бактерий. В частности, у красных водорослей хлоропласты возникли, по-видимому, от симбиотических цианобактерий, а у зеленых — от бактерий, напоминающих виды *Prochloron*. Золотисто-бурые хлоропласты бурых водорослей, содержащие много ксантофилла фукоксантина и близких к нему вспомогательных пигментов, отчасти похожи на недавно открытую бакте-

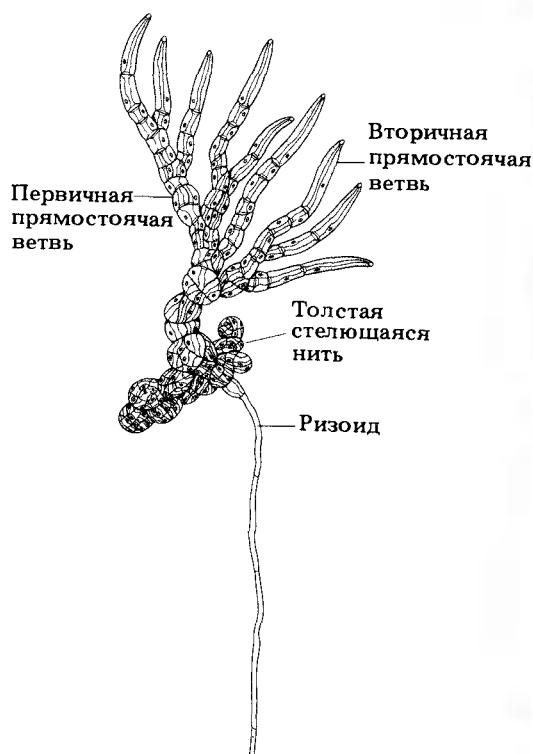


Рис. 15-38. *Frittschiella* — сухонутная водоросль из класса *Chlorophyceae*. В связи с адаптацией к наземному образу жизни у нее в процессе эволюции независимо появились признаки, характерные для растений

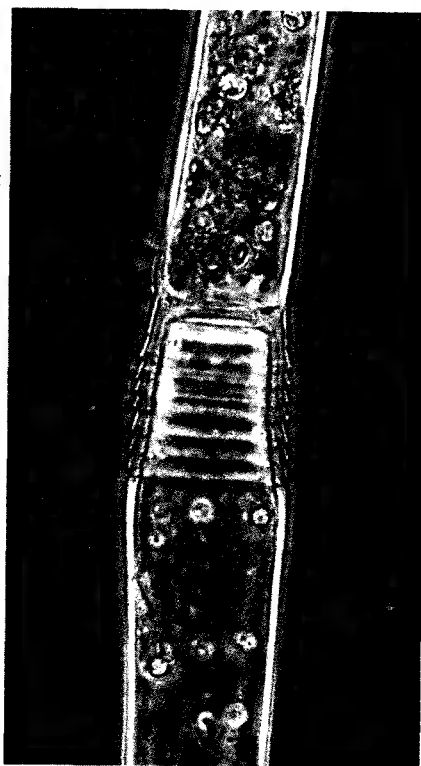


Рис. 15-39. *Oedogonium* — неразветвленная нитчатая водоросль из класса *Chlorophyceae*. Участок вегетативной нити с рубцами

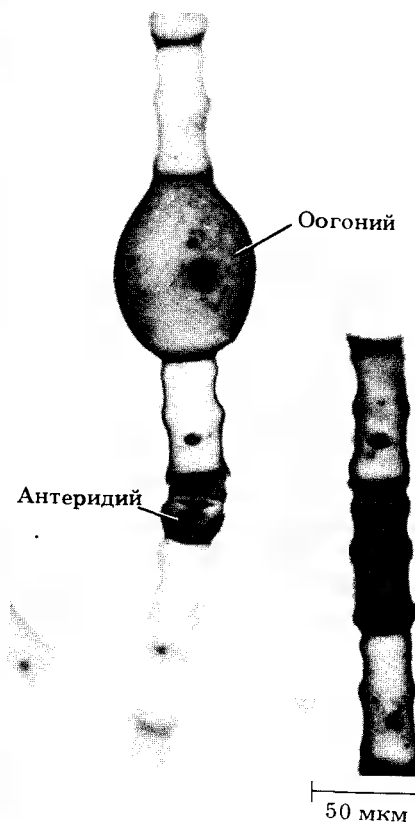


Рис. 15-40. Половое размножение у *Oedogonium* оогамное. Каждый оогоний образует одну яйцеклетку, а каждый антеридий — два многожгутиковых спермия

рию *Heliobacterium chlorum*. Они также очень близки к хлоропластам хризифитов (последние во многих отношениях напоминают бурые водоросли) и динофлагеллят — стоящей особняком группы протистов.

Красные водоросли — крупная группа, особенно многочисленная в теплых морских водах. Ее представители почти всегда прикреплены к субстрату, а некоторые произрастают на больших глубинах (до 268 м). Содержат фикобилины, придающие им специфическую окраску, и хлорофилл *a*.

К бурым водорослям относятся самые крупные и сложно организованные морские протисты. У многих их групп вегетативное тело четко расчленено на ножку, листовидную пластинку и аппарат для прикрепления к субстрату. Некоторые имеют ткани, проводящие ассимиляты, по сложности строения приближающиеся к аналогичным тканям сосудистых растений. Хлоропласты бурых водорослей содержат хлорофиллы *a* и *c* и большое количество фукоксантина, который и придает им оливково-зеленый или темно-бурый цвет. Спорфит обычно крупнее гаметофита.

Зеленые водоросли — самый крупный и разнообразный из трех отделов. Возможно, именно от этих протистов произошли растения. Их хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды, а запасное питательное вещество — крахмал. По этим признакам они сходны с растениями. Предковые формы зеленых водорослей, вероятно, были жгутиковыми одноклеточными, покрытыми чешуйками. Отдел включает по крайней мере пять классов, три из которых рассмотрены подробно.

Charophyceae и Chlorophyceae обитают в основном в пресной воде, тогда как Ulvophyceae — в морской. Все три класса включают одноклеточные, малоклеточные, нитчатые и паренхиматозные роды, а Chlorophyceae также подвижные и неподвижные колониальные формы. Подвижные споры Charophyceae асимметричны и имеют боковые или субапикальные жгутики, отходящие под прямым углом к оси клетки, в то время как у двух других классов споры радиально-симметричны с апикальными жгутиками.

У Charophyceae и Ulvophyceae митотическое веретено на стадии телофазы сохраняется, а у Chlorophyceae исчезает и образуется фикопласт. Он представляет собой систему цитокинетических микротрубочек, проходящих параллельно плоскости деления клетки. У Charophyceae возникает фрагмопласт — система микротрубочек, ориентированная под прямым углом к плоскости клеточного деления, как у растений.

Половое размножение у Charophyceae и Chlorophyceae всегда включает образование покоящейся зигоспоры и зиготический мейоз, а у Ulvophyceae часто идет с чередованием поколений (мейоз — на стадии споры); причем покоящиеся зиготы встречаются редко.

А. Заросли гигантской ламинариевидной водоросли *Macrocystis pyrifera* у побережья Калифорнии. Б. Ручной сбор урожая *Nudaria* с погруженных в воду тросов в Японии. В. Специально оборудованное судно для сбора ламинариевых в прибрежных водах Калифорнии. Подвижные ножи на корме судна погружены на глубину трех метров; судно движется кормой вперед через заросли водорослей, и их срезанные части по ленточным транспортерам подаются в бункер на борту

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Люди в различных районах земного шара, особенно на Дальнем Востоке, употребляют в пищу красные и бурые водоросли.



А



Б



В

сли. Ламинариевые («комбу») в Китае и Японии регулярно используются как овощи; иногда их разводят, но главным образом добывают из естественных популяций. Красная водоросль *Porphyra* («нори») служит пищей многим жителям северной части Тихого океана и столетиями культивируется в Японии и Китае. В производстве этого вида занято более 30 000 человек только в Японии, причем получаемая продукция оценивается примерно в 20 млн. долларов ежегодно. Другие багрянки употребляются в пищу на островах Тихого океана и на побережье Северной Атлантики. Морские водоросли как источник углеводов обычно не имеют большой питательной ценности, так как у человека и большинства других животных нет ферментов, необходимых для расщепления многих веществ, входящих в состав клеточной стенки этих протистов, например целлюлозы. Однако водоросли служат источником важных для человека солей, ряда витаминов и микроэлементов и поэтому представляют собой ценную добавку к рациону. Некоторые зеленые водоросли, в частности ульва («морской салат»), также идут в пищу как зелень.

Во многих северных умеренных областях бурые водоросли добывают из-за золы, богатой солями калия и натрия, и поэтому используются для промышленных нужд. Из этих водорослей получают также иод. Часто их употребляют непосредственно как удобрение.

Альгинаты — группа веществ, получаемых из ламинариевых, в частности из видов *Macrocystis*, — широко используются как загущающие агенты или стабилизаторы коллоидов в пищевой, текстильной, косметической, фармацевтической, целлюлозно-бумажной промышленности, а также при сварке. Вдоль всего западного побережья США заросли *Macrocystis* могут давать урожай несколько раз в год, причем собирают его у самой поверхности воды. Сейчас предпринимаются попытки культивировать гигантские ламинариевые в промышленных масштабах.

Одно из наиболее распространенных направлений использования водорослей — приготовление агар из слизистого вещества, содержащегося в клеточных стенках некоторых родов багрянок. Агар применяют при изготовлении капсул для витаминов и лекарств, отпечатков с зубов, в косметике, а также как культуральную среду для бактерий и других микроорганизмов. Кроме того, его вводят в состав хлебобулочных изделий, чтобы те не черствели, в рецептуры быстрозастывающих желе и кондитерских изделий, а также используют как временную защитную оболочку для мяса и рыбы в тропических районах. Агар производят во многих странах, главным образом в Японии.

Другой водорослевый коллоид, каррагинан, предпочитают агару при стабилизации эмульсий красок, косметических средств и молочных продуктов. На Филиппинах в промышленных масштабах культивируется красная водоросль *Eucheuma*, являющаяся источником этого вещества.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

СИМБИОТИЧЕСКИЕ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Многие водоросли, включая и зеленые, вступают в симбиоз с другими организмами. Большинство симбиотических зеленых водорослей напоминают хлореллу (см. рис. 15-32). Их можно найти во многих пресноводных простейших, губках, гидрах и некоторых плоских червях. Многие из этих водорослей размножаются простым клеточным делением внутри клеток хозяина, с которыми они остаются в тесном контак-

те. Зеленая водоросль *Tetraselmis convolutae* из класса *Pleurostrophyceae* встречается в основном в субэпидермальных клетках морского плоского червя *Convoluta rascophensis*. Здесь *Tetraselmis* не имеет клеточной стенки и определенной формы. Ее плазматическая мембрана, площадь которой сильно увеличена за счет пальчатых выростов, находится в более или менее прямом контакте с вакуолярной мембраной клетки хозяина. Если эту водоросль культивировать вне плоского червя, она образует клеточную стенку, четыре жгутика и глазок, отсутствующие при симбиозе.

Пример симбиоза хлоропластов зеленых водорослей рассматривается на с. 249.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bold Harold C., Michael J. Wynne: Introduction to the Algae: Structure and Reproduction, 2nd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1985.

Детальный обзор водорослей, содержащий обширную информацию по всем группам; особое внимание уделено таксономическим вопросам.

Boney A. D.: A Biology of Marine Algae, Hutchinson and Co., Ltd., London, 1966.

Блестящая работа по морским водорослям, особенно по их экологии и физиологии.

Chapman A. R. O.: Biology of Seaweeds: Levels of Organization, University Park Press, Baltimore, Md., 1979.

Обзор главным образом биологии зеленых, бурых и красных морских водорослей; обсуждаются вопросы от ультраструктуры и функций клеток до экологии сообществ.

Chapman V. J., D. J. Chapman: Seaweeds and Their Uses, 3rd ed., Methuen, New York, 1980.

Полный обзор традиционных и современных направлений использования морских водорослей.

Darley W. Marshall: Algal Biology: A Physiological Approach, Blackwell Scientific Publications, Boston, Mass., 1982.

Введение в физиологическую экологию водорослей; особое внимание уделяется функционированию отдельных водорослей в их среде обитания.

Dawes Clinton J.: Marine Botany, Wiley-Interscience, New York, 1981.

Обзор морских водорослей, в основном их экологии.

Esser Karl: Cryptogams: Cyanobacteria, Algae, Fungi, Lichens, Cambridge University Press, New York, 1982.

Прекрасный обзор групп, перечисленных в заглавии книги, включающий обширное руководство по лабораторным методам исследования этих организмов.

Graham Linda E.: «*Coleochaete* and the Origin of Land Plants», American Journal of Botany 71, 603—608, 1984.

Краткая обзорная статья, содержащая последние данные по зеленой водоросли, удивительно похожей на растения.

Graham Linda E.: «The Origin of the Life Cycle of Land Plants», American Scientist 73, 178—186, 1985.

Отличное обсуждение простого изменения жизненного цикла вымершей зеленой водоросли, которое могло привести к возникновению растений.

Lobban Christopher S., Michael J. Wynne (Eds.). The Biology of Seaweeds, Blackwell Scientific/University of California Press, Berkeley, Calif., 1982.

Прекрасный современный обзор структуры, размножения, экологии, физиологии, биохимии и практического использования морских водорослей.

Picket-Heaps, Jeremy D.: Green Algae: Structure, Reproduction and Evolution in Selected Genera, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., 1975.

Великолепно иллюстрированная монография, содержащая большой объем интересной информации по зеленым водорослям.

Round F. E.: The Ecology of Algae, Cambridge University Press, New York, 1981.

Исчерпывающий обзор экологии пресноводных и морских водорослей.

Round F. E.: The Ecology of Algae, Cambridge University Press, New York, 1981.

Обстоятельный и очень хорошо написанный обзор по экологии пресноводных и морских водорослей.

Scagel R. F., R. J. Bandoni, J. R. Maze, G. E. Rouse, W. B. Schofi-

Хорошее описание свойств дрожжей и их использования.

Ross Ian K.: Biology of the Fungi: Their Development, Regulation and Associations, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Прекрасный учебник по морфологии, биохимии и экологической роли бактерий, вирусов и эукариот.

Diener T. O.: «The Viroid — A Subviral Pathogen», American Scientist, **71** (1983): 481—489.

Блестящий обзор свойств этих удивительных частиц РНК.

Scagel R. F., et al.: Nonvascular Plants: An Evolutionary Survey, Wadsworth Publishing Company, Belmont, Calif., 1982.

Прекрасный обзор всех групп фотосинтезирующих организмов, кроме сосудистых растений.

Trainor F. R.: Introductory Phycology, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1978.

Ясно написанный и хорошо иллюстрированный очерк систематики водорослей.

Van Der Meer John P.: «The Domestication of Seaweeds». BioScience **33**, 172—76, 1983.

Интересный анализ направлений продуманной селекции новых штаммов и улучшения культивирования в целях значительного повышения продуктивности морских водорослей.

«красных приливов».

Vidal Ginzalo: «The Oldest Eukaryotic Cells», Scientific American, February 1984, pages 48—57.

Блестящий обзор природы и распространения акритарх, самых древних из известных ископаемых эукариот.

Webb A. Dinsmoor: «The Science of Making Wine», American Scientist **72**: 360—367, 1984.

Блестящий отчет о том, как древнее искусство виноделия превратилось в современную науку.

Tortora G. J., B. R. Funke, Christine L. Case: Microbiology: An Introduction, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1982.

Хорошо составленный, легко читаемый учебник, касающийся всех аспектов биологии бактерий, вирусов и микроскопических эукариот.



16-1

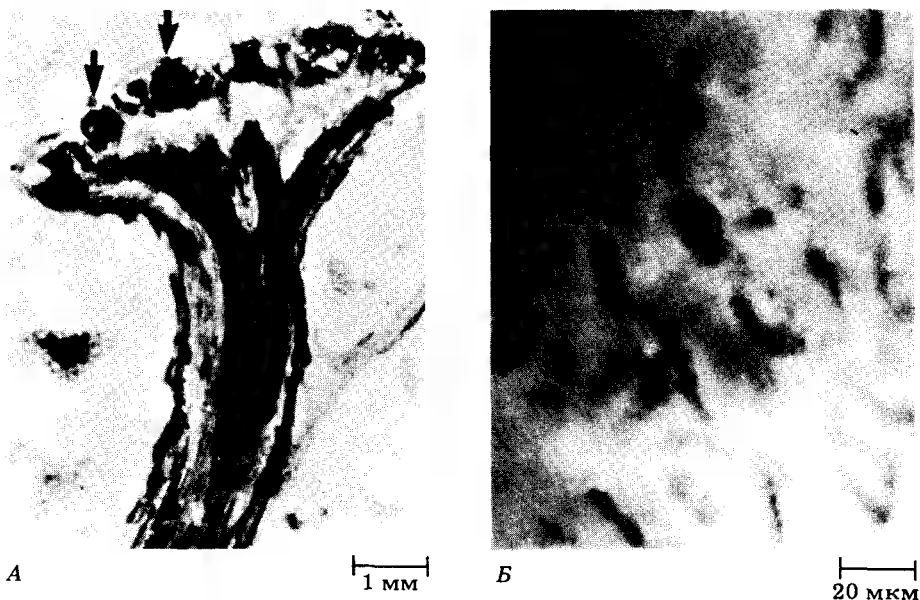
Рис. 16-1. Густо разросшийся мох *Fissidens* на известняковых скалах водопада. Эта фотография была сделана в заповеднике к западу от Ялты на Крымском полуострове в СССР

Данные, приведенные в предыдущей главе, свидетельствуют о том, что растения (моховидные и сосудистые) произошли от каких-то древних групп зеленых водорослей. Как и у последних, у растений главный фотосинтетический пигмент — хлорофилл *a*, а вспомогательные — хлорофилл *b* и каротиноиды. У всех трех групп основной запасной углевод — крахмал, который откладывается в хлоропластах, а не в цитоплазме, как у других фотосинтезирующих эукариот. Целлюлоза является важнейшим компонентом клеточной стенки и у растений, и у некоторых зеленых водорослей. Наконец, растения при клеточном делении образуют фрагмопласт и клеточную пластинку. Среди других живых организмов эту особенность имеют только один род бурых и несколько родов зеленых водорослей. Так как все указанные признаки наблюдаются и у моховидных (рис. 16-1), и у сосудистых растений, можно допустить, что обе группы произошли от отдаленного общего предка, успешно завоевавшего сушу.

Если эта гипотеза верна, то эволюционные ветви моховидных (бриофитов) и сосудистых растений должны были разойтись очень давно. Древнейшие известные ископаемые, напоминающие моховидные, имеют девонский возраст, т. е. порядка 400 млн. лет (рис. 16-2), а остатки, безоговорочно относимые к бриофитам, — по крайней мере 370 млн. лет. Ископаемые, сходные с сосудистыми растениями, обнаружены в нижнесилурийских отложениях возрастом около 430 млн. лет (см. рис. 1-5, с. 14). В свете этих находок можно предположить, что гипотетический общий предок моховидных и сосудистых растений — относительно сложно устроенная зеленая водоросль (см. рис. 15-21) — заселил сушу более 430 млн. лет назад. Тетрады спор и кутикулоподобные фрагменты ордовикского возраста (около 450 млн. лет назад) наводят на мысль и о более раннем происхождении растений.

Так как у всех моховидных и у сосудистых растений наблюдается хорошо выраженное чередование поколений, это явление было свойственно, по-видимому, и их общему предку. Его гаметофиты почти наверняка формировали многоклеточные гаметангии, сходные с имеющимися у всех современных растений. У всех растений есть зародыш: зиготы начинают делиться внутри гаметофита и полностью зависят

Рис. 16-2. А. Продольный срез гаметофита из кремнистых сланцев в окрестностях деревни Райни (Шотландия). Это растение жило в раннем девоне, около 400 млн. лет назад. Стрелки указывают положение антеридиев на верхней поверхности гаметофита. Б. На срезе антеридия видны зрелые мужские гаметы. По размеру и сложности строения такие гаметофиты похожи на гаметофиты моховидных. Неизвестно, родственны ли этим гаметофитам какие-либо раннедевонские спорофиты из этих же отложений



от него в смысле питания. У водорослей зародышей нет, и неизвестно, были ли они у первых растений. Мы не знаем также, имел ли предок растений проводящие ткани, а если да, то какие. Однако у некоторых нижнесилурийских ископаемых обнаружены удлинённые клетки, напоминающие трахеиды, с кольцевыми или спиральными утолщениями; некоторые данные говорят о наличии в их стенках лигниноподобных веществ. Не исключено, что первые наземные растения вступали в эндомикоризный симбиоз, возможно, с каким-то зигомизетом (см. с. 206).

Организмы, успешно переселившиеся из воды на сушу, развили структуры, предохраняющие их от высыхания. Одна из них — стерильный покровный слой вокруг формирующих соответственно спермии и яйцеклетки клеток мужского и женского гаметангиев, т. е. *антеридия* и *архегония*. Подобным же образом, стерильный слой сформировался вокруг спорообразующих клеток *спorangиев*.

Заселение суши предками растений сопровождалось задержкой зиготы внутри женского гаметангия и ее развитием здесь в зародыш. В результате на критических ранних стадиях развития молодой зародыш (спорофит) защищен женским гаметофитом. В противоположность этому у зеленых водорослей развитие зиготы, как правило, от женского гаметофита не зависит.

Надземные части большинства сосудистых растений покрыты восковым защитным слоем, кутикулой, отчасти предохраняющей от высыхания. Ее присутствие тесно коррелирует с устьицами, специализированными порами, главное назначение которых — регуляция газообмена. Кутикула, по-видимому, отсутствует у большинства бриофитов, но устьица имеются на спорофитах антоцеротовых и листостебельных мхов. Иногда у последних они состоят из единственной бубликовидной замыкающей клетки, т. е. совершенно не такие, как у сосудистых растений. У антоцеротовых устьица, вероятно, открыты до поздней стадии развития, а у мхов закрываются только после того, как спорофит полностью высохнет. Таким образом, устьица бриофитов не функционируют так, как у современных сосудистых растений.

Все растения оогамны и имеют чередование гетероморфных поколений.

ПРИЗНАКИ МОХОВИДНЫХ

Моховидные — печеночники, антоцеротовые и мхи — относительно мелкие растения; длина многих из них менее 2 см, а большинства — менее 20 см (рис. 16-3). Часто они в изобилии произрастают в относительно влажных местах, где встречается большое число их видов с многочисленными особями. Мхи иногда господствуют, вытесняя прочие растения, на обширных пространствах приполярных областей и на каменистых склонах гор выше границы леса. Многие из них способны даже выдерживать длительные периоды сильных антарктических холодов (рис. 16-4). Подобно лишайникам, бриофиты весьма чувствительны к загрязнению воздуха (особенно двуокисью серы) и в сильно загрязненных областях часто отсутствуют или представлены лишь немногими видами. Ряд мхов встречается в пустынях, причем некоторые из них образуют обширные скопления на сухих открытых скалах, которые могут прогреваться до очень высоких температур. Многие мхи годами сохраняют жизнеспособность в сухом состоянии, быстро восстанавливая активность при увлажнении. Известны водные мхи и печеночники, погибающие в течение примерно суток при высыхании. Несколько бриофитов найдено даже на захлестываемых морскими волнами скалах, хотя ни один из них не является истинно морским обитателем. Насчитывается около 16 000 видов моховидных. Это больше, чем в любой другой группе растений, за исключением цветковых.

Два важных признака отличают бриофиты от сосудистых растений. Во-первых, отсутствие у них специализированных проводящих тканей — ксилемы и флоэмы. Это значит, что все моховидные, строго говоря, не имеют настоящих листьев, стеблей и корней, так как один из признаков перечисленных структур — присутствие в них именно таких тканей. Тем не менее по отношению к листовидным и стеблевым структурам гаметофитов печеночников и мхов обычно используются термины «лист» и «стебель». Мы тоже будем следовать этой традиции.

Ножки, или *спорофоры*, спорофитов у большинства мхов содержат центральный тяж водопроводящих клеток, называемых *гидроидами*; сходные клетки имеются и в гаметофи-

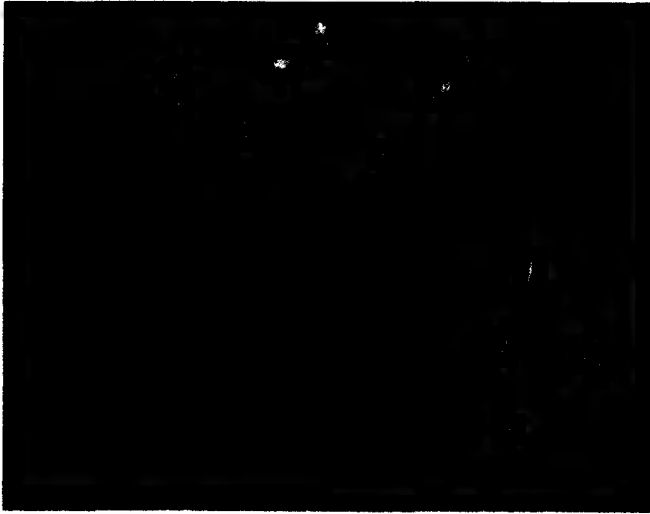


Рис. 16-3. Кукушкин лен (*Polytrichum*). Видны спорофиты, прикрепленные к женским гаметофитам. Каждый спорофит состоит из коробочки, ножки и стопы, соединяющей его с гаметофитом. Листья в нижней части фотографии — части гаметофитов, на которых образовались спорофиты после оплодотворения, происшедшего по крайней мере шесть месяцев раньше

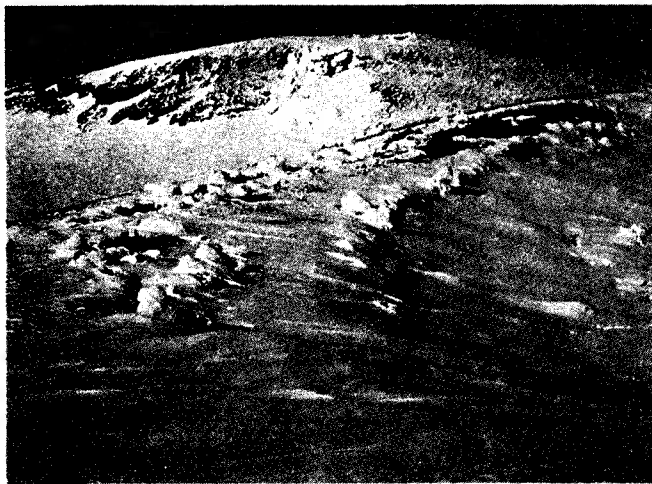
тах многих из этих видов. Гидроиды имеют удлиненную форму со скошенными на концах тонкими и легко проникаемыми для воды стенками, что делает их предпочтительными путями передвижения воды и растворов. Подобно трахеидам и сосудам сосудистых растений, зрелые гидроиды не имеют протопласта и кажутся пустыми. Однако они отличаются отсутствием специализированных утолщений стенки (рис. 20-13). У некоторых мхов тяж гидроидов окружен клетками,

проводящими питательные вещества, так называемыми *лептоидами* (рис. 16-5), что очень напоминает взаиморасположение флоэмы и ксилемы у некоторых сосудистых растений. Зрелые лептоиды имеют удлиненную форму, дегенерировавшие ядра и живой протопласт. Некоторые из них очень похожи на клетки флоэмы примитивных сосудистых растений. Не исключено, что проводящие воду и питательные вещества клетки мхов и сосудистых растений происходят от однотипных клеток, присутствовавших у общего предка этих двух групп.

У большинства моховидных гаметофит прикрепляется к субстрату вытянутыми одиночными клетками или нитями клеток, называемыми *ризоидами*. Как правило, они служат только для закоривания растений, так как вода и неорганические ионы обычно непосредственно и быстро поглощаются всем гаметофитом. Корнеподобных органов нет, хотя структура подземных стеблей некоторых мхов довольно сложна.

Второй важный отличительный признак бриофитов — это характер чередования поколений: гаметофиты в отношении питания всегда независимы, тогда как спорофиты постоянно прикреплены к гаметофитам и в различной степени зависят от них. Другими словами, гаметофит моховидных — крупное доминирующее поколение, в то время как у сосудистых растений таким поколением является спорофит (см. рис. 10-11, В).

Моховидные населяют влажные (по крайней мере, в некоторые сезоны) местообитания. Чтобы произошло оплодотворение, двужгутиковый спермий должен подплыть в воде к яйцеклетке, находящейся внутри архегония. Последний имеет колбовидную форму, иногда ножку, длинную шейку и расширенную базальную часть — *брюшко* с яйцеклеткой (рис. 16-6, А). В центре шейки так называемые *шейковые канальцевые клетки* при созревании архегония разрушаются, оставляя заполненный жидкостью канал, по которому спермий плывет к яйцеклетке. Продолговатый или сферический антеридий (обычно на ножке) состоит из сте-



А

Рис. 16-4. А. Гора Мельбурн в Антарктиде (примерно 75° ю. ш.). Здесь на высоте 3000 м над уровнем моря суточные температуры летом колеблются от -10 до -30 °С. В этих невероятно суровых условиях, на свободных от

снега пространствах, заметных на фотографии, ботаники из Новой Зеландии открыли в 1984 г. куртинки мха из рода *Catrylorpus* (Б), растущего там, где вулканическая активность прогревает субстрат до 30 °С. Произрастание



Б

Catrylorpus в этих местах демонстрирует скорее замечательную способность мхов к расселению, чем их способность выживать в суровых условиях, которая, впрочем, тоже высока

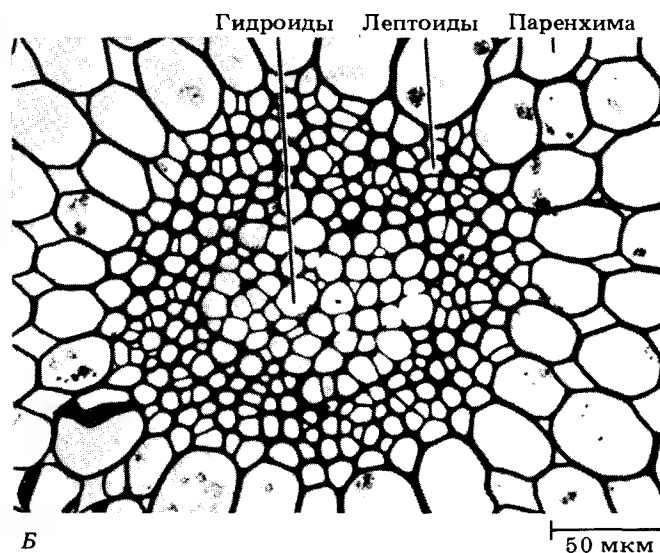
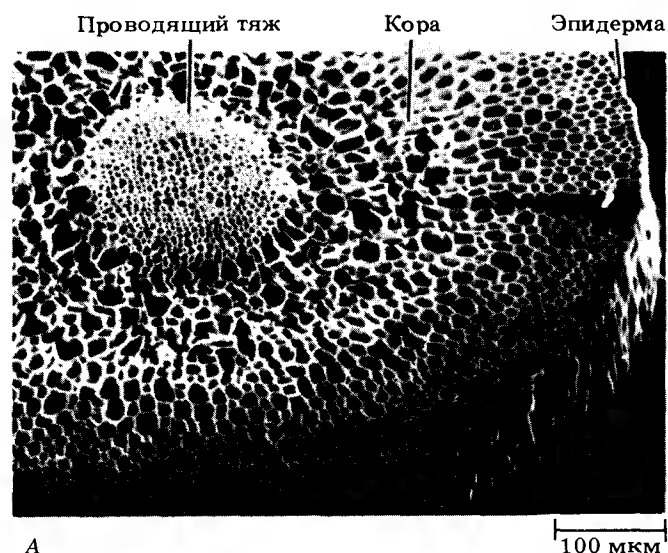


Рис. 16-5. Проводящие тяжи в ножке спорофита мха *Dawsonia superba*. А. Поперечный срез, демонстрирующий общую структуру ножки (сканирующий электронный микроскоп). Б. Поперечный срез с центральным тяжем из гидроидов, окруженным обкладкой из лептоидов и паренхимой коры. В. Продольный срез участка центрального тяжа. Слева направо: гидроиды, лептоиды, паренхима

рильной оболочки толщиной в одну клетку, окружающей многочисленные *сперматогенные клетки* (рис. 16-6,Б). Из каждой такой клетки формируется один двужгутиковый спермий.

У печеночников и антоцеротовых спермии часто действительно плывут к архегонию по сплошной водной пленке. Приблизившись, они привлекаются в шейку архегония выделяемыми им химическими веществами. У мхов антеридии часто скучены и окружены листовидными структурами, образующими чашу (рис. 16-7). При этом спермии выходят в воду внутри такой чаши, а затем рассеиваются при попадании туда дождевых капель. Капельки воды с большим количеством спермиев могут переносить от растения к растению насекомые. Поскольку спермии такими способами могут достигать даже удаленных на относительно большие расстояния изолированных женских гаметофитов, последние часто образуют множество спорофитов.

Оплодотворенная яйцеклетка, или зигота, остается в брюшке архегония и развивается там в зародыш. Некоторое время клетки брюшка делятся параллельно с ростом находящегося внутри молодого спорофита. Разросшийся архегоний образует так называемый колпачок (*калиптру*). Зрелый спорофит многих моховидных состоит из *коробочки (спorangия)* на ножке (*спорофоре*), переходящей в «стопу», закрепленную в архегонии (рис. 16-8).

Клетки молодых и созревающих спорофитов обычно содержат хлоропласты и фотосинтезируют, но к тому времени, когда в коробочке происходит мейоз и образуются споры, хлорофилл, как правило, исчезает. У большинства мхов калиптра по мере удлинения ножки выносятся вверх вместе с коробочкой; этот защитный колпачок отпадает перед рассеиванием спор, и они выбрасываются наружу при спонтанном растрескивании спорангия.

Моховидные традиционно разделяются на три класса Нератисае (печеночники, 6000 видов), Anthocerotae (антоцеротовые, 100 видов) и Musci (листочекельные мхи, 9500 видов). Эти три группы резко различаются между собой, а общие их признаки в общих чертах характерны для просто организованных растений. Большинство мхов имеют проводящую ткань и вполне могут считаться редуцированными сосудистыми растениями, с которыми у них, по-видимому, был общий предок, тогда как печеночники и антоцеротовые

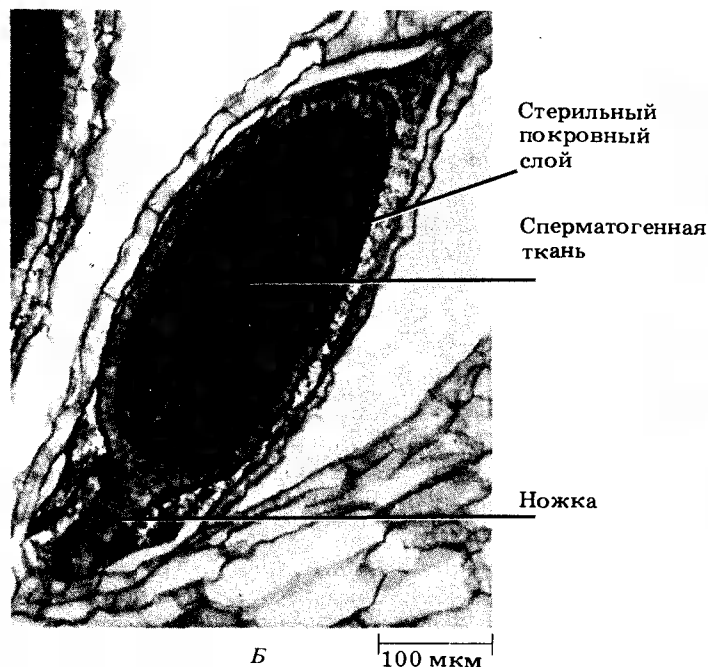
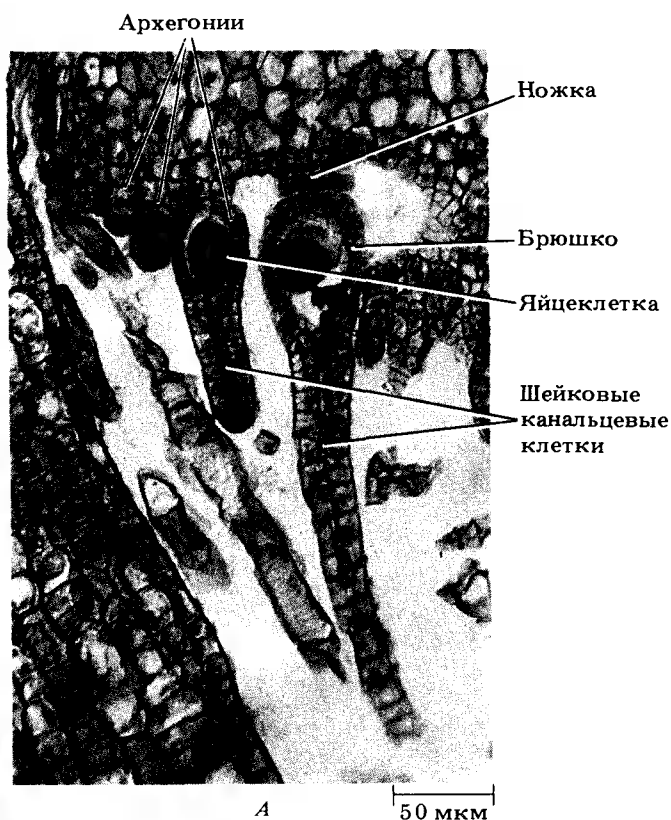


Рис. 16-6. Гаметангии маршанции. А. Несколько архегониев на разных стадиях развития. Б. Незрелый антеридий. У маршанции архегонии и антеридии образуются на разных гаметофитах

отделились от этой эволюционной линии раньше. Доказательств происхождения печеночников от предков с проводящей тканью, а также их близкого родства с мхами нет. Антоцеротовые сильно отличаются от обеих этих групп и далеки от любой известной группы организмов. Учитывая это, все большее число ботаников считает три группы моховидных разными отделами, сходство которых — не доказательство родства, а результат конвергентной эволюции или сохранения примитивных признаков. Однако в этой книге мы по традиции оставляем их в одном отделе.

КЛАСС НЕРАТИСАЕ

Печеночники — это мелкие растения, обычно менее заметные, чем мхи. Их название возникло в IX в., когда считалось, что из-за напоминающих печень очертаний гаметофита у некоторых родов этих растений они могут быть полезны при лечении болезней этого органа (согласно средневековым медицинским представлениям, внешний вид растения говорит о его специфических целебных свойствах).

Гаметофиты некоторых печеночников — уплощенные в дорсовентральном направлении слоевища, или *талломы* (этот термин традиционно используется для обозначения недифференцированных тел растений, обычно с четко выраженными верхней и нижней поверхностями), нарастающие апикальной меристемой. Однако у большинства видов класса они облиственные. Рост связан с делением единственной апикальной клетки, похожей на перевернутую пирамиду с основанием и тремя боковыми гранями, отделяющими дочерние клетки. Ризоиды печеночников одноклеточные в отличие от мхов, у которых они состоят из нескольких клеток. Гаметофиты развиваются непосредственно из спор. Спорофиты

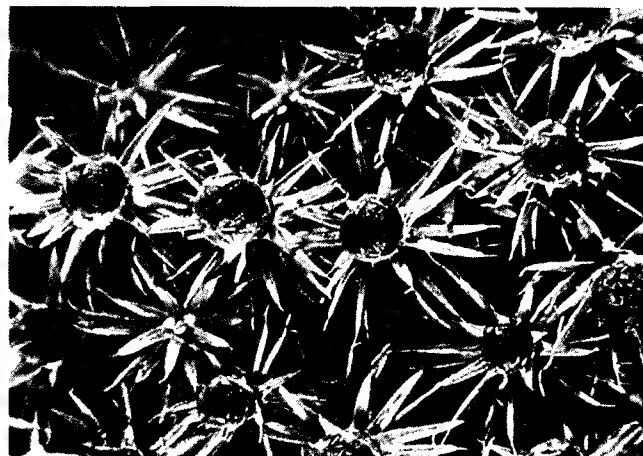
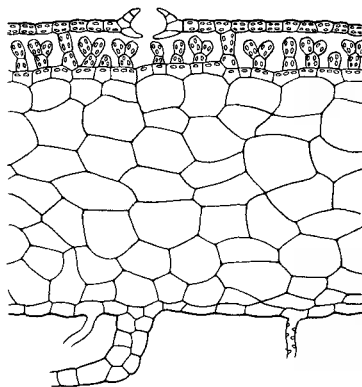


Рис. 16-7. Листостебельные мужские гаметофиты мха *Polytrichum piliferum*, на которых видны собранные в головки зрелые антеридии. Спермии выходят в воду, скапливающуюся внутри этих окруженных листьями головок, и затем выплескиваются из них с каплями дождя, иногда попадая на другой гаметофит с архегониями

Рис. 16-8. Почти зрелый спорофит маршанции. Заметны элатеры — спиральные нитчатые структуры внутри заполненной спорами коробочки, способствующие рассеиванию спор



Рис. 16-9. А. Поперечный разрез гаметофита слоевищного печеночника маршанции. Видны многочисленные несущие хлоропласты клетки верхних слоев, несколько слоев бесцветных клеток под ними и ризоиды, прикрепляющие тело растения к субстрату. Газообмен в воздушных камерах дорсального ассимиляционного слоя осуществляется через поры. Специализированные клетки, окружающие пору, обычно расположены друг над другом 4—5 «венцами» из 4 клеток каждый, образуя в результате бочонковидную структуру. В условиях сухости клетки самого нижнего «венца», обычно вдающиеся внутрь поры, смыкаются, а при увеличении влажности расходятся. Таким образом поры выполняют функцию, сходную с функцией устьиц у сосудистых растений. Б. Микрофотография под сканирующим электронным микроскопом поры на дорсальной поверхности гаметофита маршанции



А



Б

75 мкм



А



Б

Рис. 16-10. Гаметофиты маршанции. Антеридии (А) и архегонии (Б) приподняты над слоевищем на ножках

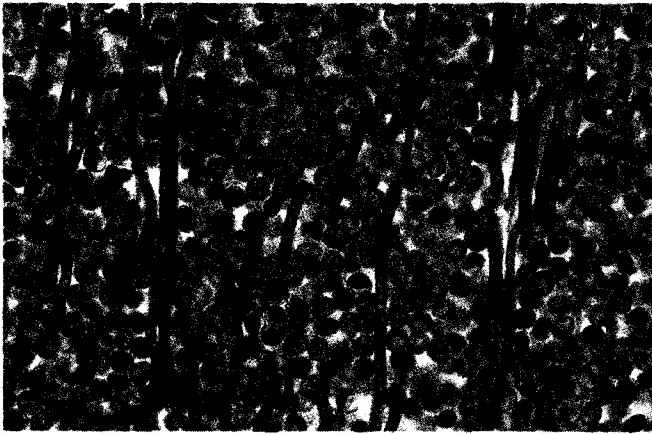
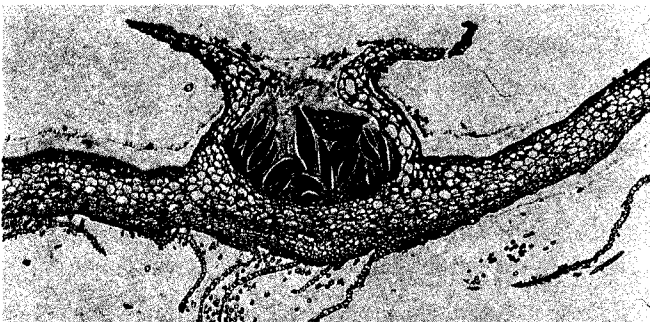


Рис. 16-11. Зрелые споры и элатеры из коробочки маршанции



А



Б

большинства печеночников обычно проще, чем у мхов, а их коробочки имеют более разнообразные механизмы рассеивания спор.

Слоевищные печеночники

Слоевищные (необлиственные) печеночники весьма разнообразны. Они встречаются по влажным тенистым берегам рек и в других пригодных для них местах, таких, например, как цветочные горшки в неотапливаемых оранжереях. Слоевище образовано большим числом клеточных слоев (около 30 на срединном ребре и примерно 10 в более тонких местах) и четко дифференцировано на тонкую, богатую хлорофиллом верхнюю (дорсальную) и более толстую, бесцветную нижнюю (вентральную) части (рис. 16-9, А). Нижняя поверхность несет два типа ризоидов, а также ряды чешуек. Верхняя поверхность разделена на приподнятые участки, каждый из которых указывает размеры лежащей под ним воздушной камеры и имеет крупную ведущую в нее пору (рис. 16-9, Б).

Один из наиболее известных печеночников — маршанция (*Marchantia*), широко распространенный наземный род, растущий на влажной почве и скалах (рис. 16-10). Дихотомически ветвящиеся гаметофиты достигают в длину большей частью от одного до нескольких сантиметров, а гаметангии сосредоточены на специализированных прямостоячих структурах, называемых гаметофорами (подставками). Гаметофиты маршанции однополые; мужские и женские особи легко распознаются по разной форме подставок. У антеридиев они имеют дисковидные головки и называются *антеридиофорами*, а у архегониев эти головки пальчатые, и подставки называются *архегониофорами* (рис. 16-10). Жизненный цикл маршанции изображен на рис. 16-13. У этого рода спорофитное поколение состоит из стопы, короткой ножки и коробочки, или спорангия (см. рис. 16-8). Кроме спор зрелый спорангий содержит удлиненные клетки, *элатеры*, со спиральными гигроскопичными (поглощающими влагу) утолщениями стенок (рис. 16-8 и 16-11; см. также приложение «Рассеивание спор у печеночников»). Стенки этих клеток чувствительны к малейшим изменениям влажности, в ответ на которые скручиваются и раскручиваются. Это способствует рассеиванию спор после растрескивания коробочки на ряд лепестковидных сегментов.

Основной способ бесполого размножения печеночников — фрагментация таллома. Другой широко распространенный путь такого размножения у этого класса, а также у мхов — образование *гемм* (выводковых почек) — многокле-

Рис. 16-12. А. Гаметофиты маршанции с чашевидными выводковыми корзинками, содержащими выводковые почки, которые выплескиваются наружу дождем и могут дать начало новым гаметофитам. Каждый из них будет генетически идентичен родительскому растению, от которого путем митоза происходят выводковые почки. Б. Продольный срез выводковой корзинки

точных телец, которые могут давать начало новым гаметофитам. У маршанции геммы образуются в особых чашевидных структурах, выводковых корзинках, на дорсальной стороне гаметофита (рис. 16-12). Выводковые почки распространяются главным образом за счет вымывания их брызгами дождя.

Облиственные печеночники

Эта неоднородная группа объединяет более 4000 из 6000 известных видов класса (рис. 16-14). Она особенно обильно представлена в тропиках и субтропиках, в районах с большим количеством осадков или высокой влажностью (рис. 16-15), но достаточно многочисленна и в умеренных областях. Эти растения обычно сильно ветвятся и образуют небольшие дернинки.

Листья печеночников, как и у мхов, обычно состоят всего из одного слоя недифференцированных клеток и у многих родов расположены двурядно с третьим рядом редуцированных листьев по нижней поверхности гаметофита. Листья часто двулопастные, причем каждый нарастает двумя апикальными точками. У *Frullania*, обычного накорового печеночника, листья состоят из крупной цельной дорсальной лопасти и мелкой шлемовидной вентральной (рис. 16-14, В).

У облиственных печеночников антеридии обычно находятся в сумковидном разрастании, *андроцеи*, на нижней части видоизмененного листа. Развивающийся спорофит, как и архегоний, из которого он вырастает, имеет своеобразный трубчатый чехол, *перикантий* (рис. 16-14, В).

КЛАСС ANTHOCEROTAE

Этот класс включает всего около 100 видов, объединяемых в шесть родов. Из них наиболее известен антоцерос (*Anthoceros*), встречающийся по всему миру, обычно во влажных затененных местах. Гаметофиты антоцероса и слоевищного печеночника внешне сходны (рис. 16-16, А), но многие признаки свидетельствуют против близкого родства этих растений. Например, в первом случае каждая клетка, как у многих водорослей, обычно содержит единственный крупный хлоропласт, а не много мелких дисковидных хлоропластов, как у всех других растений. В каждом хлоропласте находится пиреноид, делающий сходство с водорослями еще более выраженным. Строение гаметофитов четко дорсовентральное, часто розетковидное с диаметром обычно 1—2 см. Крупные внутренние полости гаметофита антоцероса заполнены слизью, а не воздухом, как в случае слоевищных печеночников. В этих полостях со слизью обычно живут цианобактерии рода *Nostoc*, фиксирующие азот и снабжающие им своих растений-хозяев.

У некоторых видов антоцероса гаметофиты однополые, у других — обоеполые. Антеридии и архегонии погружены в ткань дорсальной поверхности гаметофита, причем антеридии располагаются группами в особых камерах. На одном растении может развиваться множество спорофитов.

Прямостоячий вытянутый спорофит антоцероса состоит из стопы и длинного цилиндрического спорангия (рис. 16-16, Б и 16-17, А). На очень ранней стадии развития между стопой и спорангием закладывается меристема, или зона активно делящихся клеток, функционирующая до тех пор, пока условия благоприятны для роста. В результате спорофит продолжает долгое время вытягиваться. Он зеленый, так как имеет несколько слоев фотосинтезирующих клеток, и покрыт

кутикулой с устьицами (рис. 16-16, В). Созревание спор, а затем растрескивание спорангия начинаются от его верхушки и распространяются к основанию (рис. 16-16, Г, Д). Среди спор присутствуют стерильные вытянутые часто многоклеточные образования, напоминающие элатеры печеночников (рис. 16-17, Б). Растрескивается спорангий по всей длине на лентовидные половины.

КЛАСС MUSCI

Во многих группах растений некоторые представители в народе неправильно называются мхами. Так, «олений мох» и «исландский мох» — лишайники, «бородатый мох» — сосудистое растение, «ирландский мох» — водоросль. Настоящие же мхи относятся к классу Musci, который состоит из трех подклассов: Bryidae (настоящие, или бриевые, мхи), Sphagnidae (сфагновые, или торфяные, мхи) и Andreaeidae (андреевые мхи).

Настоящие мхи

Гаметофиты всех мхов представлены двумя различными фазами: *протонемой* (от греческих слов protos — первый и nema — нить), развивающейся непосредственно из прорастающей споры, и *листостебельным гаметофитом*. У настоящих мхов протонема состоит из одного слоя клеток, ветвится и напоминает нитчатую зеленую водоросль (рис. 16-18). Листостебельные гаметофиты развиваются из крошечных почковидных структур на ветвях протонемы. У немногих родов мхов протонема долгоживущая и выполняет главную фотосинтетическую роль, тогда как листостебельные побеги очень мелкие. Протонемы, характерные для всех мхов, обнаружены также у некоторых печеночников.

У настоящих мхов листостебельный гаметофит обычно прямостоячий, а не дорсовентрально уплощенный, как у облиственных печеночников, однако нарастает также из апикальной клетки, напоминающей перевернутую трехгранную пирамиду. Хотя первоначально образуются три ряда листьев, последующее скручивание оси приводит к смещению этих рядов и видимости спирального листорасположения. У некоторых родов (например, у водного мха *Fontinalis*) исходное трехрядное расположение листьев еще заметно и у зрелого гаметофита.

Гаметофиты мхов имеют сложное строение и длину от 0,5 мм до 50 см и более. У всех них — многоклеточные ризоиды, а листья обычно толщиной всего в один слой клеток, кроме средней жилки (отсутствующей у некоторых родов). Как упоминалось выше, в стебле многих мхов присутствует центральный тяж водопроводящих гидроидов, а у некоторых и проводящие органические вещества лептотиды.

Для гаметофитов мхов характерны два способа роста. У одних (часто образующих густые подушки) мхов гаметофиты прямостоячие и маловетвистые, обычно с верхушечными спорофитами. У других — гаметофиты сильно ветвящиеся («перистые»), растения ползучие, спорофиты боковые (рис. 16-19). Второй тип роста встречается у многих мхов, массами свисающих с ветвей деревьев во влажных областях.

Созревая, большинство листостебельных гаметофитов образует гаметангии либо на верхушке главной оси, либо на боковой ветви. У некоторых родов гаметофиты однополые (рис. 16-20), тогда как у других архегонии и антеридии возникают на одной и той же особи.

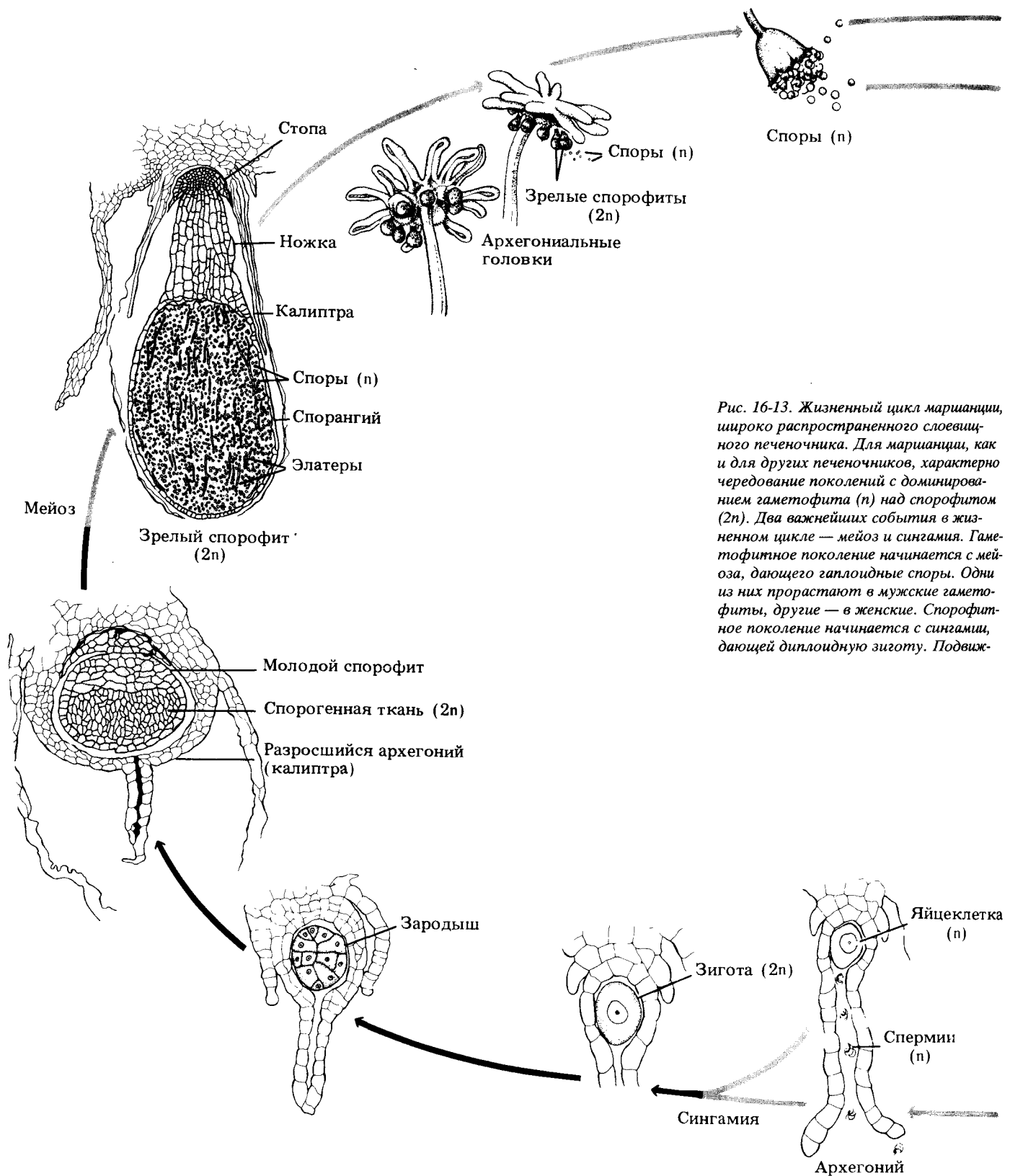
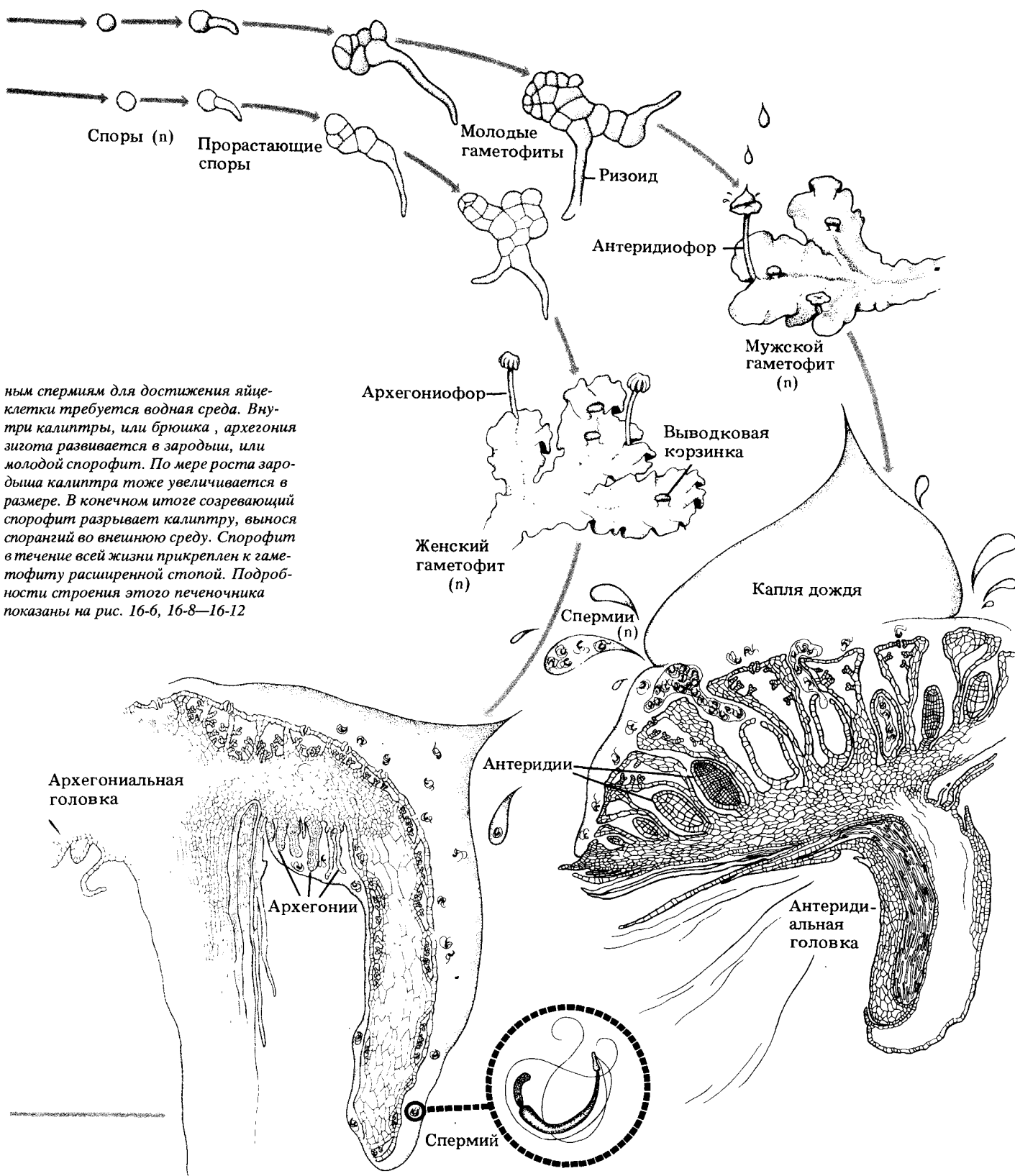
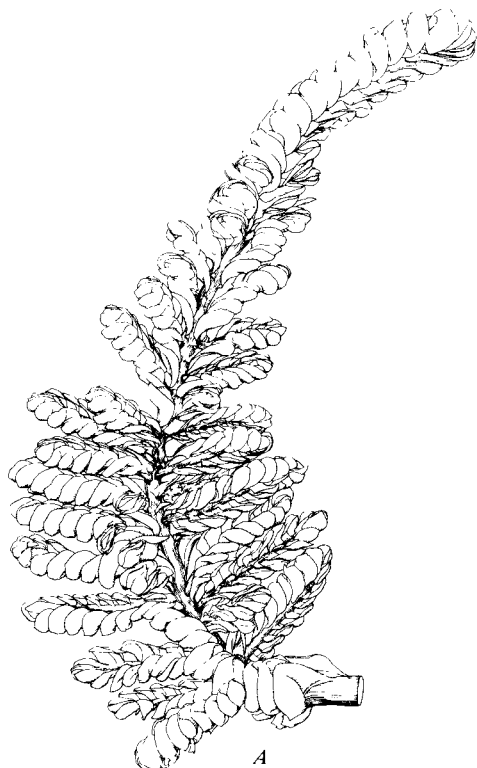


Рис. 16-13. Жизненный цикл маршанции, широко распространенного слоевищного печеночника. Для маршанции, как и для других печеночников, характерно чередование поколений с доминированием гаметофита (n) над спорофитом (2n). Два важнейших события в жизненном цикле — мейоз и сингамия. Гаметофитное поколение начинается с мейоза, дающего гаплоидные споры. Одни из них прорастают в мужские гаметофиты, другие — в женские. Спорофитное поколение начинается с сингамии, дающей диплоидную зиготу. Подвиж-

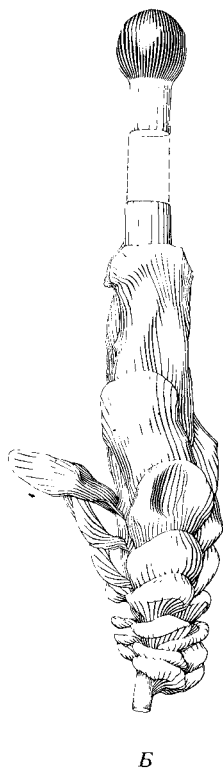


ным спермиям для достижения яйцеклетки требуется водная среда. Внутри калитры, или брюшка, архегония зигота развивается в зародыш, или молодой спорофит. По мере роста зародыша калитра тоже увеличивается в размере. В конечном итоге созревающий спорофит разрывает калитру, вынося спорангий во внешнюю среду. Спорофит в течение всей жизни прикреплен к гаметофиту расширенной стопой. Подробности строения этого печеночника показаны на рис. 16-6, 16-8—16-12

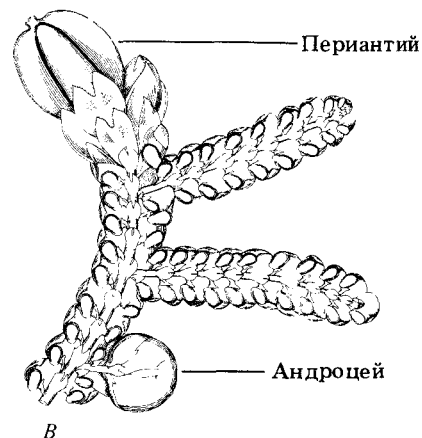
Рис. 16-14. Облиственные печеночники.
А. *Clasmatocolea ruscioana*. Видно
характерное расположение листьев. Б.



Кончик веточки *Clasmatocolea humilis*.
Видны коробочка и длинная ножка спо-



рофита. В. Часть ветви *Frullania* с
характерным расположением



Спорофитам у видов умеренных областей обычно требуется от 6 до 18 месяцев для достижения зрелости; они возникают на гаметофитах (см. рис. 16-3). Коробочки поднимаются на ножке, которая иногда достигает 15—20 см длины, однако у некоторых видов совсем отсутствует. Короткая стопа в ее основании погружена в ткани гаметофита. Ножка обычно вытягивается уже на ранней стадии развития спорофита, который в это время способен к фотосинтезу, поэтому, как правило, меньше зависит от гаметофита в отношении

питания, чем у печеночников (у них он до созревания обычно остается окружен тканями гаметофита). Устьица, отсутствующие на спорофитах печеночников, в норме присутствуют здесь у мхов. Кроме того, спорофиты последних сложнее организованы внутренне. Ножки большинства из них имеют центральный тяж гидроидов и для многих характерны и проводящие органические вещества лептоиды (см. рис. 16-5).

Спорофит мха, созревая, постепенно теряет способность к фотосинтезу и становится сначала желтым, затем оранже-

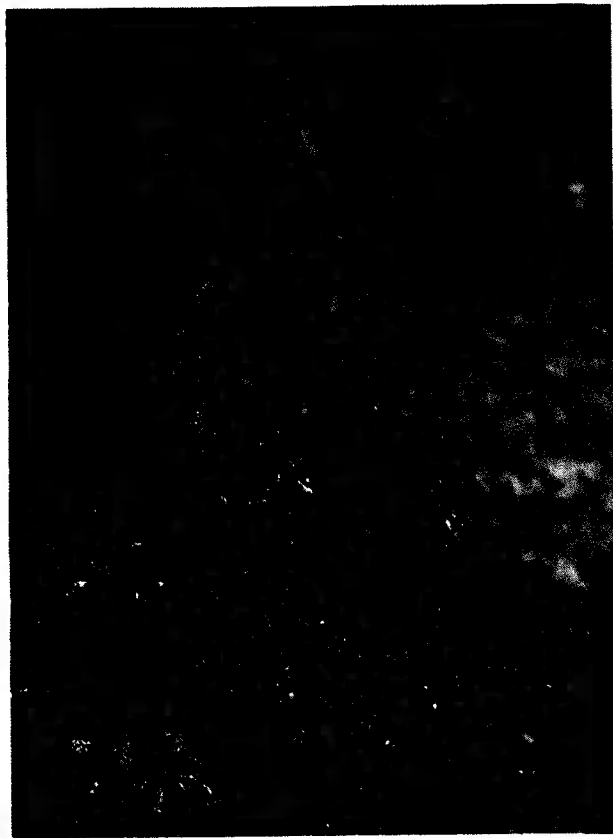


Рис. 16-15. Облиственный печеночник,
растущий на листе вечнозеленого дерева
в дождевом лесу бассейна Амазонки близ
Манауса (Бразилия)

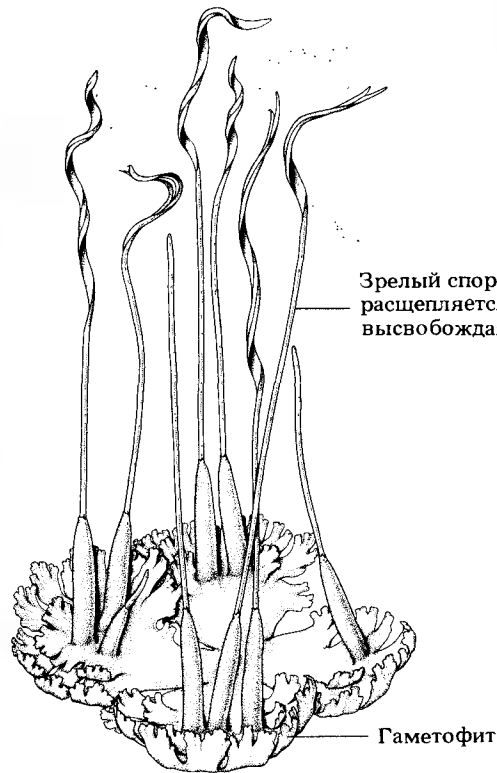
Рис. 16-16. Антоцерос. А. Гаметофит с прикрепленными к нему спорофитами. Б. Зрелый спорангий расщепляется,

высвобождая споры. В. Устье. На зеленых фотосинтезирующих спорофитах антоцеротовых они встречаются

в большом количестве. Г. Развивающиеся споры. Д. Зрелые споры



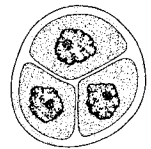
А



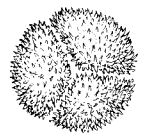
Б



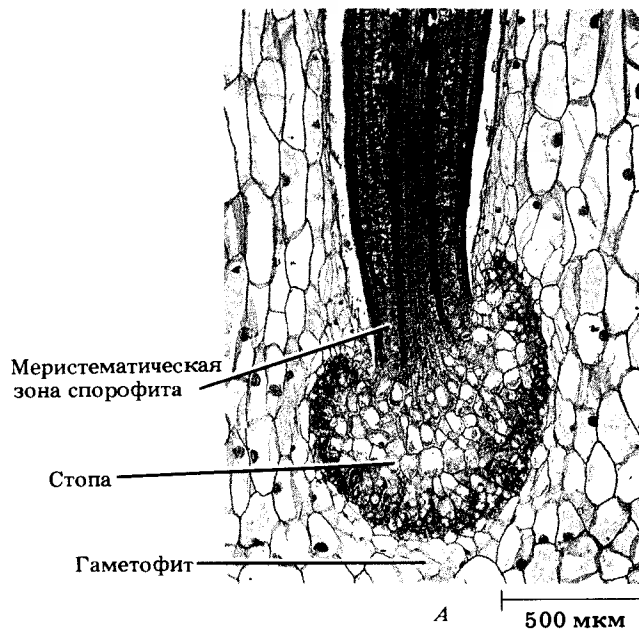
В



Г

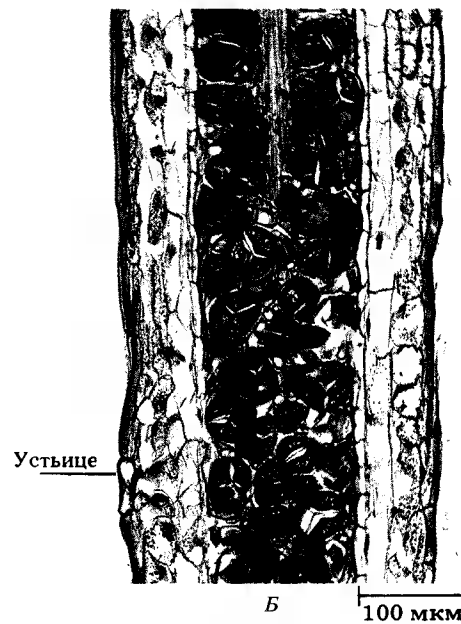


Д



А

500 мкм



Б

100 мкм

Рис. 16-17. Антоцерос. А. Поперечный срез спорофита, показывающий его стопу, погруженную в ткань гаметофита.

Б. Продольный срез спорангия, показывающий тетрады спор с элатероидными образованиями среди них. Колонка

в центре нижней части спорангия состоит из ткани, возможно, функционирующей как проводящая

Рис. 16-18. Протонема мха с почковидной структурой. Протонема — первая стадия гаметофитного поколения мхов и некоторых печеночников. Она часто напоминает нитчатые зеленые водоросли



вым и наконец бурым. В конце концов крышечка (*оперкулум*) коробочки падает, открывая кольцо зубцов — *перистом*, окружающий отверстие (рис. 16-21). Зубцы перистома образуются путем расщепления клеточного слоя вблизи верхушки коробочки по наименее прочным местам. Этот аппарат, регулирующий рассеивание спор, характерен для подкласса Bryidae и отсутствует в двух других подклассах. Каждая коробочка выбрасывает до 50 млн. гаплоидных спор, каждая из которых способна дать начало новому гаметофиту. Типичный жизненный цикл бриевых мхов приведен на рис. 16-22.

Бесполое размножение этих мхов обычно происходит

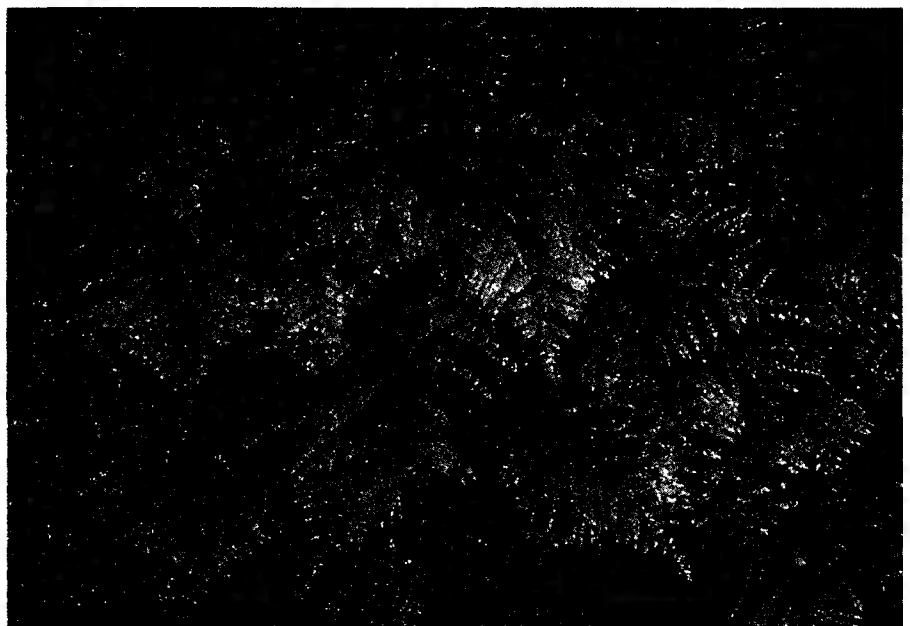
путем фрагментации. В сущности, любая часть гаметофита, включая стерильные части половых органов, способна к регенерации, а многие виды образуют выводковые почки, которые могут дать начало новым гаметофитам.

Сфагновые мхи

Примерно 350 видов мхов, относящихся к единственному роду сфагнум (*Sphagnum*), составляют четко очерченную группу, очень давно отделившуюся от основной линии эволюции этого отдела (рис. 16-23). Стебли листостебельного гаметофита у них несут мутовки ветвей, часто по пять в узле,



А

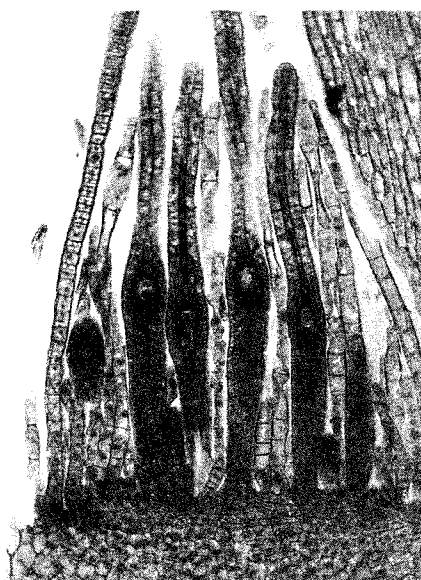


Б

Рис. 16-19. Две основные формы роста гаметофитов у мхов. А. «Подушковидный» (на примере *Polytrichum juniperinum*); гаметофиты прямостоячие и маловетвистые. Над гаметофитами

возвышаются спорофиты — коробочки на длинных тонких ножках. Б. «Перистый», со стелющимися ковром гаметофитами (на примере *Thuidium delicatulum*)

Рис. 16-20. Гаметангии мха *Mnium*. А. Продольный срез архегониальной головки; видны окрашенные в лиловый цвет архегонии, окруженные стерильными образованиями, — парафизами. Б. Продольный срез антеридиальной головки; видны антеридии, окруженные парафизами



А

200 мкм



Б

200 мкм

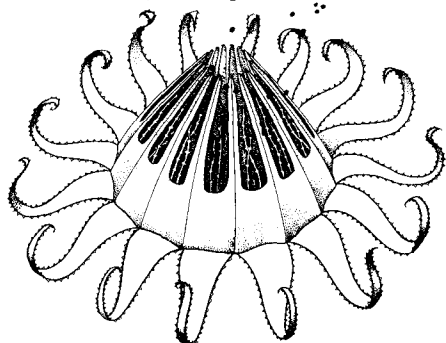
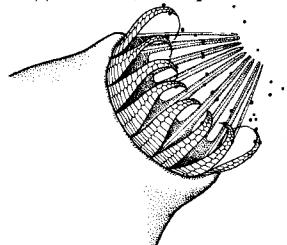
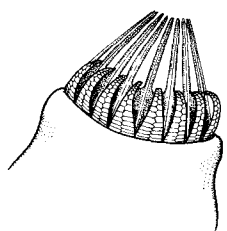
более тесно скученные у верхушки растения, так что возникает своего рода головка. Гаметофиты образуют крупные светло-зеленые или иногда красноватые куртинки на болотистой почве. Они возникают из выводковых почек по краю пластинчатой, а не нитчатой протонемы. Листья сфагнума без средней жилки; у взрослых растений нет ризоидов. На типичных для них болотистых местах эти растения почти

всегда имеют хороший тургор, поэтому прямостоячие; обычно они тесно сближены друг с другом. Листья этого рода состоят из широких мертвых клеток, окруженных узкими зелеными или изредка красными живыми клетками (рис. 16-23, Б). Первые имеют поры и утолщения стенок; они легко наполняются водой, так что водоудерживающая способность сфагновых мхов примерно в 20 раз превышает их

Влажная коробочка

Подсыхающая коробочка

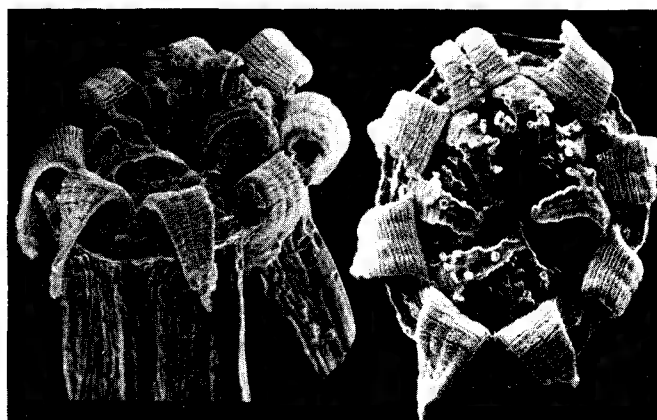
Сухая коробочка



А

Рис. 16-21. Зубцы перистомы у настоящих мхов. А. У *Brachythecium* перистом состоит из двух колец зубцов и открывается, высвобождая споры, в ответ на изменение влажности воздуха. Во влаж-

ных условиях зубцы обоих колец сцеплены между собой, а когда коробочка высыхает, наружные отгибаются и споры могут рассеиваться ветром. Б. Микрофотография (сканирующий



Б

электронный микроскоп) зубцов перистомы рода *Orthotrichum* в сухую погоду; видны загнутые внутрь зубцы внутреннего круга и отогнутые наружные

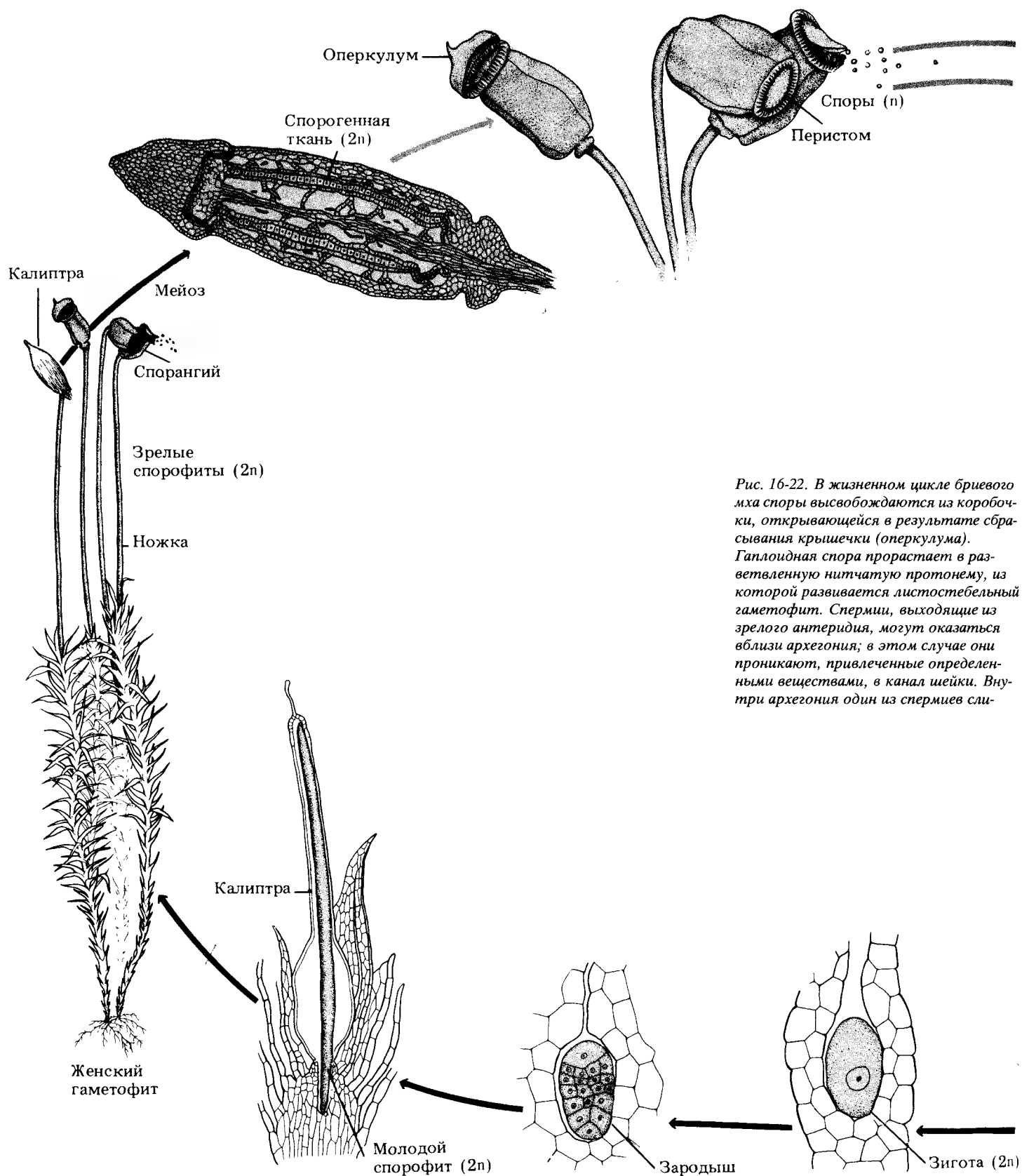
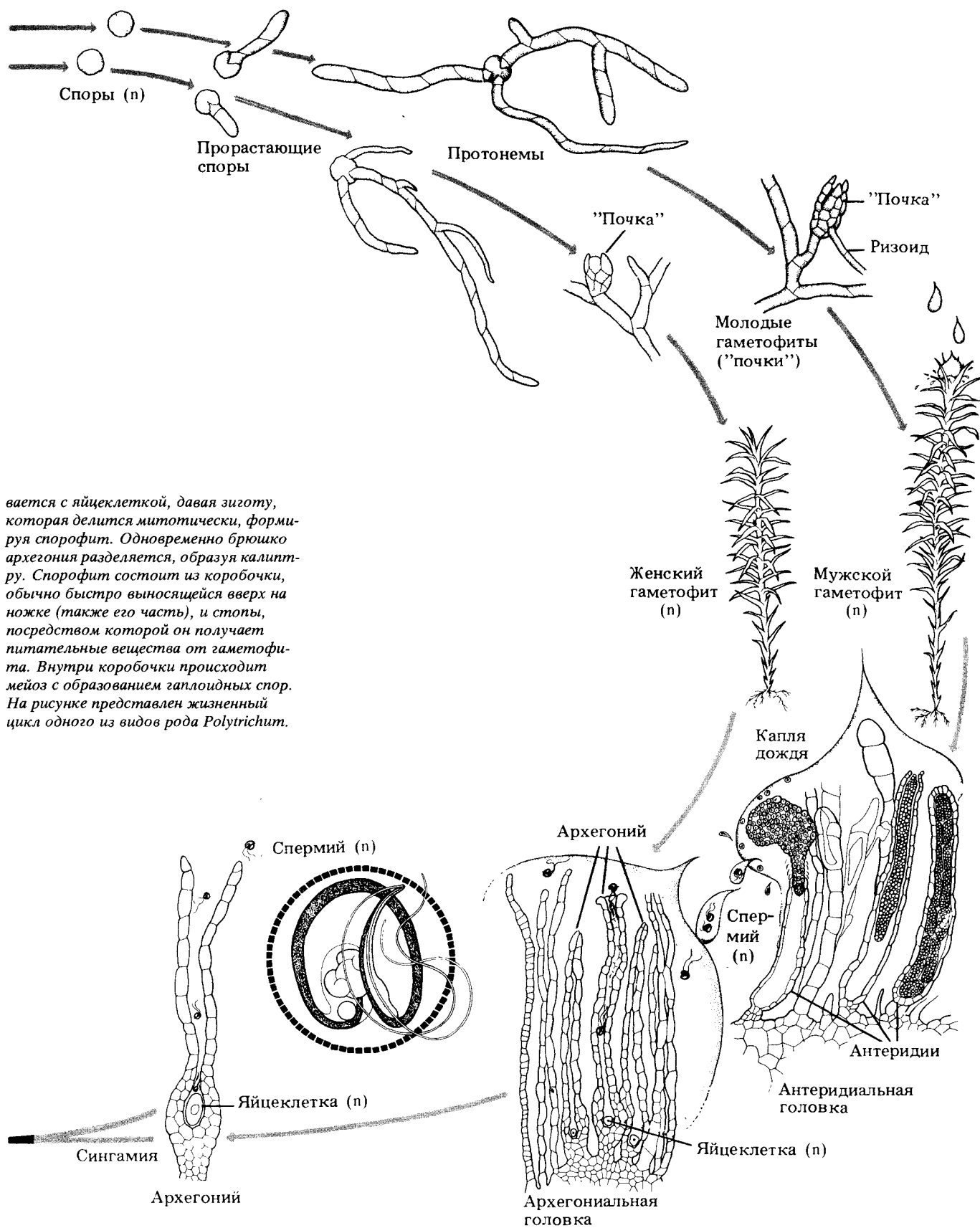


Рис. 16-22. В жизненном цикле бриевого мха споры высвобождаются из коробочки, открывающейся в результате сбрасывания крышечки (оперкула). Гаплоидная спора прорастает в разветвленную нитчатую протонему, из которой развивается листостебельный гаметофит. Спермии, выходящие из зрелого антеридия, могут оказаться вблизи архегония; в этом случае они проникают, привлеченные определенными веществами, в канал шейки. Внутри архегония один из спермиев сли-

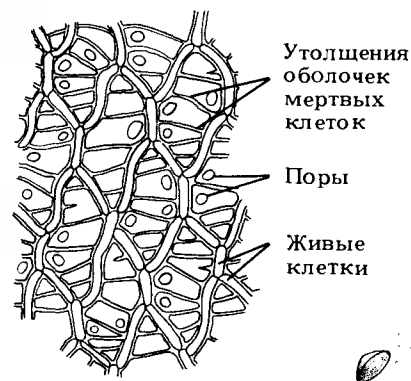


вается с яйцеклеткой, давая зиготу, которая делится митотически, формируя спорофит. Одновременно брюшко архегония разделяется, образуя калитру. Спорофит состоит из коробочки, обычно быстро выносящейся вверх на ножке (также его часть), и стопы, посредством которой он получает питательные вещества от гаметофита. Внутри коробочки происходит мейоз с образованием гаплоидных спор. На рисунке представлен жизненный цикл одного из видов рода *Polytrichum*.

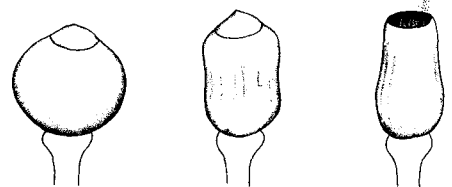
Рис. 16-23. Торфяной мох *Sphagnum*. А. Гаметофит с многочисленными прикрепленными к нему спорофитами. Некоторые из коробочек (например, две слева) уже рассеяли споры. Б. Структура листа. Крупные мертвые клетки окружены более мелкими живыми клетками с хлоропластами. В. Вскрытие коробочки. По мере высыхания она заполняется воздухом. Устьица, через которые входит воздух, закрываются при высыхании. По мере дальнейшего сжимания коробочки возрастающее давление с силой скидывает крышечку и выбрасывает в воздух облачко спор



А



Б



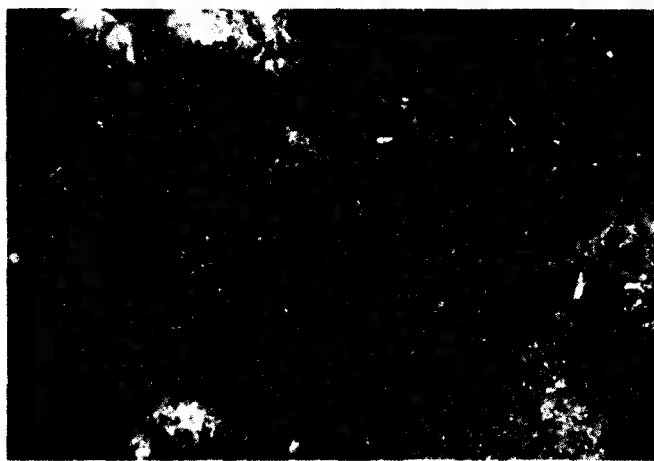
В

сухую массу (для сравнения: хлопковая вата может поглощать воды только в 4—6 раз больше собственной сухой массы).

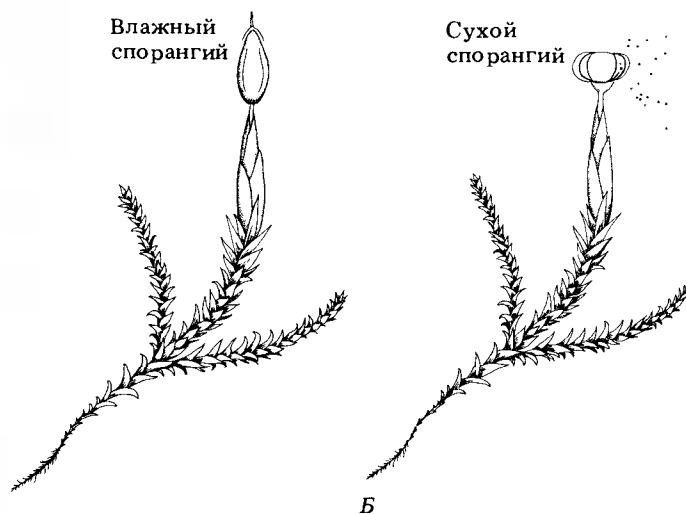
Благодаря своим превосходным абсорбирующим свойствам эти мхи использовались в Европе с 1880-х гг. как перевязочный материал для ран и нарывов, однако со времени первой мировой войны были почти полностью вытеснены в этом смысле хлопком, вероятно, из-за более опрятного вида изделий из него. Садоводы смешивают торфяной мох с почвой для увеличения ее водоудерживающей способности и кислотности.

Спорофиты сфагнума (рис. 16-23, А) также очень свое-

образны: от красных до черновато-бурых по цвету коробочки почти сферические и приподнимаются на ложноножке (псевдоподии), являющейся частью гаметофита и достигающей 3 мм длины. Ножка самого спорофита очень короткая. Рассеивание спор происходит очень эффективным способом (рис. 16-23, В). На верхушке коробочки дисковидный оперкулум отделен от остальной ее части круговой бороздкой. Когда коробочка созревает, ее внутренние ткани сморщиваются и воздух втягивается внутрь, возможно через незакрывающиеся устьица. Когда стенка высыхает, он остается внутри, как в ловушке. Дальнейшее сжатие созревающей коробочки вызывает увеличение внутреннего давления, и оперку-



А



Б

Рис. 16-24. А — *Andreaea rothii* на гранитных скалах в Девоне, Англия. Б — спорангий рода *Andreaea* сжимается при высыхании, расщепляясь на четыре створки, что позволяет спорам рассеиваться в сухую погоду

лум в конце концов отскакивает со слышимым треском. Это происходит в теплую солнечную погоду. Выходящий наружу газ выносит из коробочки облачко спор. Наиболее характерные признаки подкласса Sphagnidae — отсутствие перистомы и своеобразная морфология гаметофита.

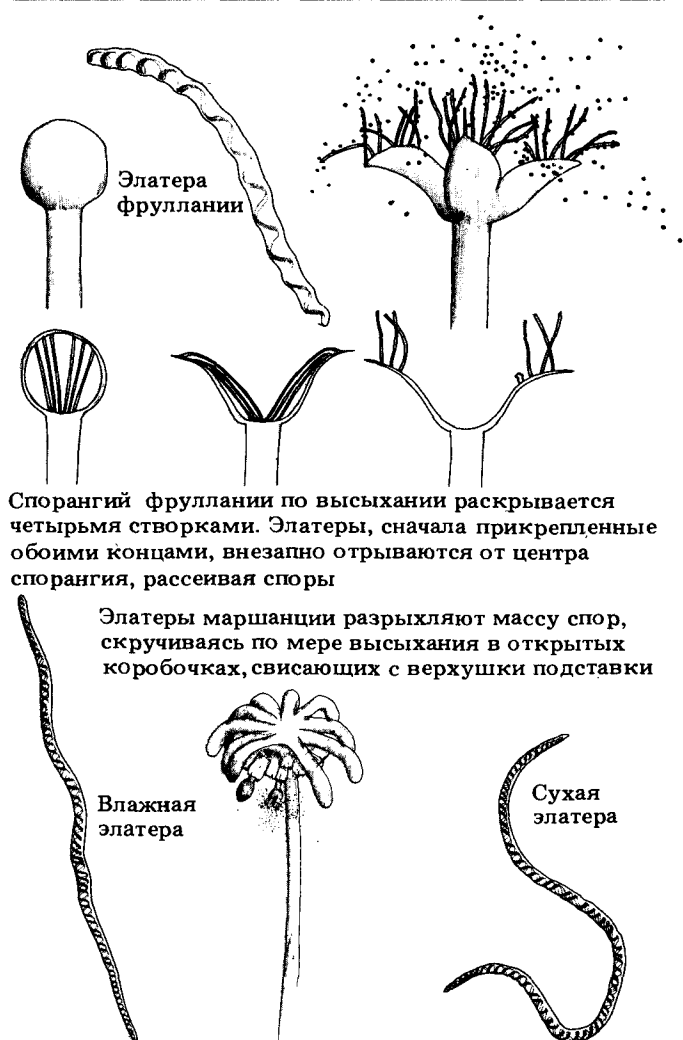
Экология сфагнома

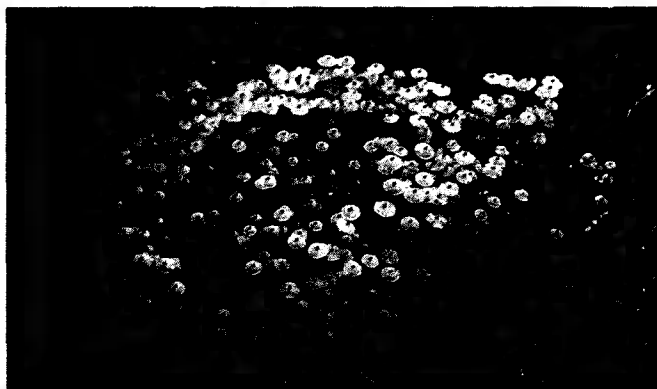
Представители этого рода образуют обширные торфяные болота, являющиеся отличительной чертой холодных и умеренных областей земного шара. Мхи способствуют увеличению кислотности своего местообитания, высвобождая ионы водорода, поэтому pH в центре болота часто ниже 4, что очень необычно для естественной среды. Торф образуется в результате накопления и уплотнения самих сфагновых мхов, а также осок, злаков и других растений, которые встречаются вместе с ними. В Ирландии и некоторых других северных областях сухой торф широко используется как топливо. По самым скромным оценкам торфяники покрывают не менее 1 % земной суши, что эквивалентно половине площади США. Поскольку мировые запасы торфа так велики, с каждым годом растет интерес к нему как возможному важ-

ному источнику промышленной энергии. Однако при этом необходимо тщательно изучить потенциальное влияние добычи торфа на те области, где она ведется, а также последствия выделения в атмосферу большого количества двуокси углерода при сжигании такого горючего.

Андреевые мхи

Род андрея (*Andreaea*) состоит примерно из 100 видов мелких черновато-зеленых или темно-красновато-бурых, образующих дерновинки на скальных мхов (рис. 16-24), которые по своему не менее своеобразны, чем сфагнум. Представители этой группы встречаются в горных или арктических областях, часто на гранитных скалах. Хотя их гаметофит очень похож на гаметофит настоящих мхов, он возникает из толстой многолопастной протонемы, а не из нитчатой структуры. У спорофита нет настоящей ножки, и он возвышается над листьями на стебельке из ткани гаметофита, т. е. на ложноножке, как у сфагновых мхов. По мелкой коробочке андреи проходят четыре вертикальных ряда менее прочных клеток, вдоль которых она вскрывается, но остается целой выше и ниже линий растрескивания. Образующиеся четыре





А

А — *Splachnum luteum*. Растения этого вида с кремовыми апофизами напоминают мелкие цветы. Б — окраска растений и выделяемые ими химические вещества привлекают насекомых. В — *Splachnum gibbium*, сфотографированный на лосяном помете в провинции Альберта (Канада)



Б



В

створки очень чувствительны к влажности окружающего воздуха, широко раздвигаясь, когда он сухой (споры при этом могут далеко разноситься ветром), и смыкаясь, если он влажный. Этот механизм рассеивания спор за счет продольного расщепления коробочки отличается от наблюдаемого у всех других мхов (рис. 16-24).

Andreaeobryum — второй род андреевых мхов, открытый на Аляске в 1976 г., — отличается от *Andreaea* присутствием настоящей ножки у спорофита и расщеплением коробочки до верхушки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Моховидные (бриофиты) — особый отдел растений, подразделяющийся на три класса: *Hepaticae* (печеночники), *Anthocerotae* (антоцеротовые) и *Musci* (мхи). Своими пигментами и запасными веществами они похожи и на зеленые водоросли, и на сосудистые растения. Как и у последних, на спорофитах некоторых антоцеротовых и большинства мхов имеются устьица, а у некоторых мхов и печеночников на листьях — кутикула. Хотя у многих моховидных нет специализированных сосудистых пучков и они поглощают воду непосредственно листьями и стеблем, у других присутствуют тяжи из гидроидов (водопроводящих клеток), а у некоторых также и лептоиды (клетки, проводящие органические вещества). У бриофитов и сосудистых, возможно, был отдаленный общий предок.

У всех моховидных хорошо выражено чередование гетероморфных поколений, причем доминирующим является гаметофитное. Мужские (антеридии) и женские (архегонии)

половые органы — многоклеточные, со стерильными защитными покровами. Архегоний содержит единственную яйцеклетку, а в антеридии образуются многочисленные свободноплавающие двужгутиковые спермии. Спорофит развивается внутри архегония, но обычно вырастает за его пределы у мхов и антоцеротовых, оставаясь прикрепленным к нему. У мхов и некоторых печеночников спорофит дифференцирован на стопу, ножку, и коробочку, или спорангий. Спорофиты антоцеротовых уникальны тем, что имеют базальную меристему, в течение продолжительного периода образующую ткани спорангия. Спорофиты антоцеротовых и мхов становятся независимыми от гаметофита в отношении питания, а у печеночников в большинстве своем остаются и в зрелом состоянии окруженными тканями гаметофита и обычно получают от него все питательные вещества. Прорастая, споры мхов дают нитчатый или пластинчатый гаметофит (протонеум), из которого возникают листостебельные гаметофиты. Протонеумы известны у некоторых печеночников, но отсутствуют у антоцеротовых.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

РАССЕИВАНИЕ СПОР У ПЕЧЕНОЧНИКОВ

У печеночников известны три способа рассеивания спор. Большинство их в этом смысле сходны с цефалозией (*Cephalozia*), некоторые — с маршанцией. Менее обычный способ, характерный для фруллании (*Frullania*) (см. с. 277).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СПОР МХОВ
НАСЕКОМЫМИ

Среди растений высокой степенью развития и особым характером взаимосвязей с насекомыми выделяются покрытосеменные. Однако у одной группы мхов также развились структурные и физиологические черты, позволяющие им использовать насекомых для распространения своих гаплоидных спор. Параллелизм между этими мхами и цветками покрытосеменных удивителен.

Необычный род *Splachnum*, для которого известны такие взаимоотношения, растет на навозе или падали, особенно если те попали в сырые места, например в болота. Эти мхи образуют плотные подушечки до 25 см в поперечнике, над которыми возвышаются коробочки на толстых прозрачных ножках. На шейке коробочки образуется вздутое кольцо, называемое апофизой, пурпурного, желтого, красного или другого цвета, достигающее 2 см в диаметре. Споры этих мхов в отличие от спор других видов липкие и распространяются мухами, которых привлекает их яркая окраска и запах, выделяемый у некоторых видов апофизой (см. с. 278).

Насекомые, посещающие эти мхи, могут отложить яйца на свежий навоз, занеся туда же споры растений и тем самым обеспечив распространение последних. Пока неизвестно, избирательно ли привлекают разные виды *Splachnum* (а их произрастает до шести в одном месте) определенных навозных мух. Этот и другие вопросы, связанные с рассмотренной адаптивной системой, в настоящее время изучаются.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Conard, Henry S., Paul L. Readfearn, Jr.: How to Know the Mosses and Liverworts, 2nd ed., William C. Brown Co., Dubuque, Iowa, 1979.

Хорошее руководство для начинающих по определению многих обычных моховидных. Включает богато иллюстрированный ключ и превосходный словарь.

Crandall-Stotler, Barbara: «Morphogenetic Designs and a Theory of Bryophytes Origins and Divergence». BioScience, 30, 580-585, 1980.

Четкое объяснение причин того, почему три главные группы моховидных следует считать только отдаленно родственными друг другу.

Flowers, Seville: Mosses: Utah and the West, Brigham Young University Press, Provo, Utah, 1973.

Отличный справочник по местной флоре с замечательным введением, в котором описана морфология и экология мхов, методы их сбора и хранения, а также другие интересные вещи.

Paolillo, Dominick J.: «The Swimming Sperms of Land Plants», BioScience, 31, 367—373, 1981.

Блестящая работа о сходстве и различиях спермиев различных групп растений.

Richardson, D. H. S.: The Biology of Mosses, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1981.

Хорошо написанная и хорошо иллюстрированная небольшая книга по всем вопросам, касающимся мхов.

Schuster, Rudolf M.: New Manual of Bryology, Vols. 1 and 2, The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Miyazaki, Japan, 1983—1984.

Выдающийся обзор всех аспектов современных бриологических исследований.

Smith, A. J. E. (Ed.): Bryophyte Ecology, Chapman and Hall, New York 1982.

Превосходная подборка статей по современным исследованиям экологии моховидных.

Споровые сосудистые растения

Растения, как и все живые существа, имели водных предков, и их эволюция наразрывно связана с постепенным завоеванием суши. Одним из ключевых событий раннего этапа выхода на берег было появление спор с прочными защитными оболочками, позволяющими переносить сухие условия. Это дало им возможность распространяться по поверхности земли ветром. С увеличением размеров растений развивались структуры, способствующие более эффективному высвобождению и рассеиванию спор. Еще одним важным эволюционным процессом, сопровождавшим увеличение размеров, было возникновение кутина, воскоподобного вещества, предохраняющего тело растений от избыточного испарения. По-видимому, одновременно с кутикулой появились устьица, обеспечившие газообмен этих древнейших растений.

Развитие у сосудистых растений эффективной проводящей системы, состоящей из ксилемы и флоэмы, решило проблему транспорта воды и органических веществ в сухопутных условиях. Многие ученые полагают, что появление способности к синтезу лигнина, вошедшего в состав клеток, которые образовали опорные и проводящие элементы, оказалось поворотным моментом в эволюции наземных растений. Затем подземные части спорофита превратились в корни, выполняющие функции поглощения и закрепления, а на надземных частях обособились листья. Эта морфологическая дифференцировка упрочила положение первых растений в среде и способствовала эффективному фотосинтезу. Тем временем гаметофитное поколение постепенно уменьшалось в размере и становилось все более зависимым от спорофита в отношении питания и защиты. И наконец в ряде эволюционных линий возникли семена — структуры, предохраняющие зародыш спорофита от превратностей сухопутной жизни, питающие его и дающие возможность противостоять неблагоприятным условиям.

Как говорилось в гл. 16, общим предком разных групп моховидных и сосудистых растений была, вероятно, относительно сложно устроенная многоклеточная зеленая водоросль (см. рис. 15-21), заселившая сушу в ордовикский период (около 450 млн. лет назад), может быть, в составе эндомикоризной ассоциации (см. с. 208). Водоросль типа *Coleochaete* (см. рис. 15-20), по-видимому, больше всего

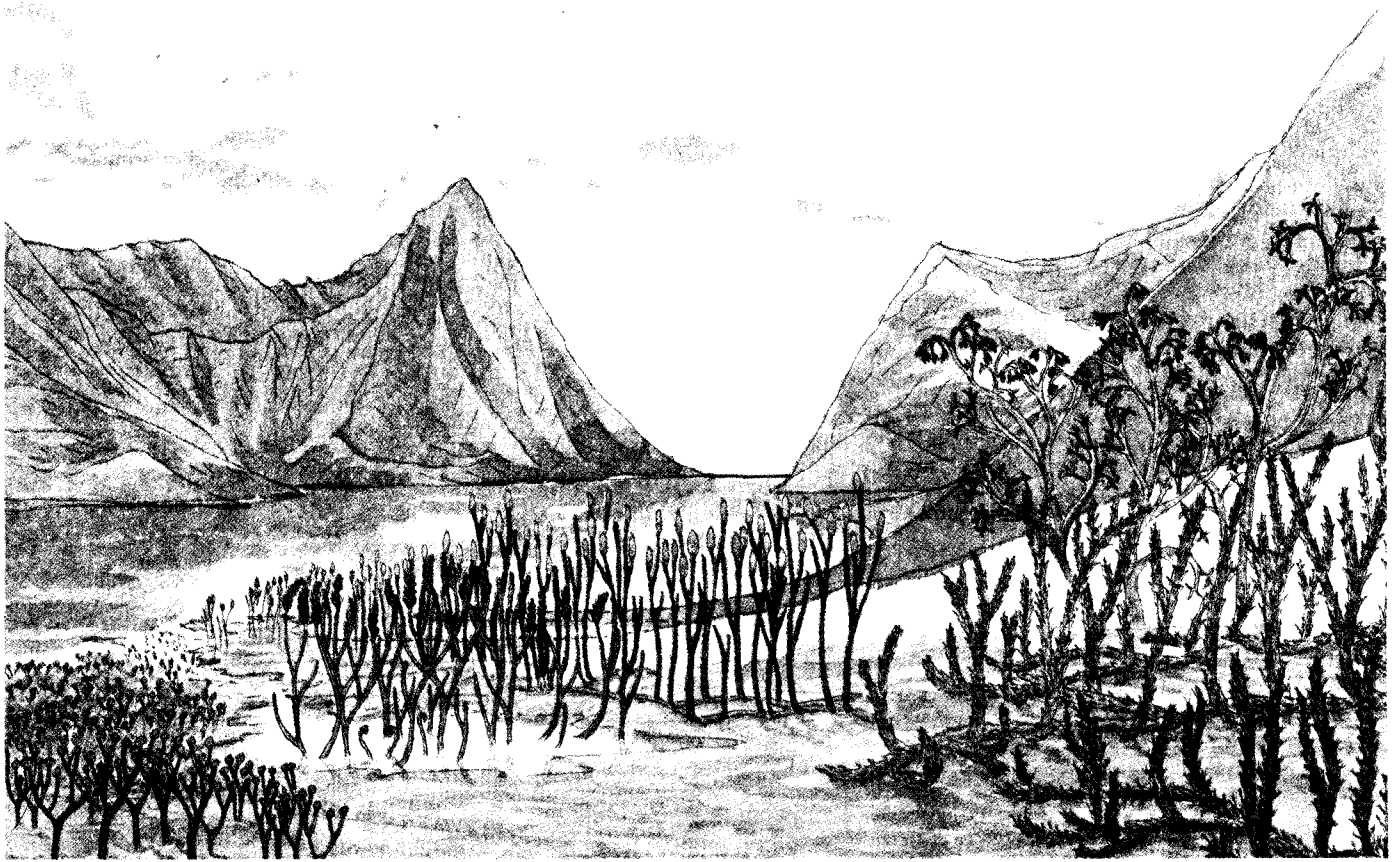


Рис. 17-1. Просто устроенные, примитивные сосудистые растения вышли из воды и заселили голые пространства суши в раннем девоне, примерно 408—387 млн. лет назад. Слева направо на рисунке изображены *Cooksonia*, *Zosterophyllum* и *Rhynia*.

Все они не имели листьев. К началу среднего девона (387—374 млн. лет назад) разнообразие флоры возросло, появились более крупные и сложнее организованные растения, например *Psilophyton* (справа на заднем

плане), мощный тримерофит, древние плауновидные *Drepanophycus* и *Protolerdendron* (справа на переднем плане). Листья последних являлись микрофиллами. Все эти древние сосудистые растения были споровыми

подходит на роль живой модели такого предка. Сами особи *Coleochaete* гаплоидны, диплоидна только зигота (зиготический мейоз). Многие ученые в настоящее время поддерживают гипотезу, согласно которой спорофитное поколение в существующем у растений виде развилось независимо из диплоидной фазы, типичной для жизненных циклов многих водорослей. Остатки сосудистых растений обнаружены в отложениях силурийского периода (438—408 млн. лет назад); например, хорошо сохранившиеся тяжи, очевидно, проводящей ткани известны из горных пород Северной Америки возрастом 430 млн. лет. В девонское время (408—360 млн. лет назад; рис. 17-1) эти растения стали многочисленны и разнообразны.

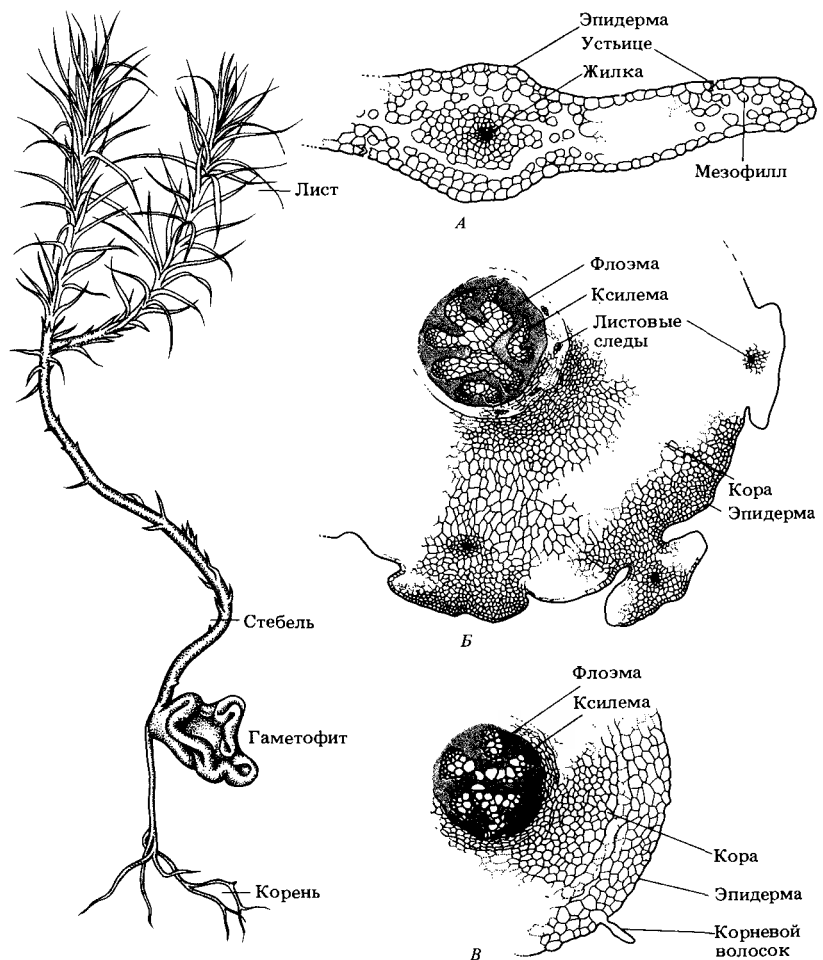
Благодаря своей приспособленности к жизни на суше сосудистые растения занимают господствующее положение в наземных местообитаниях. Существует девять их отделов, включающих около 250 000 ныне живущих видов. Кроме того, несколько отделов состоят из полностью вымерших форм. Ниже мы рассмотрим некоторые из эволюционных преимуществ этой группы и семь отделов споровых сосудистых растений, из них три вымерших. В гл. 18 речь пойдет о семенных растениях, включающих пять отделов с современными представителями.

ОРГАНИЗАЦИЯ ТЕЛА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Спорофиты древнейших сосудистых растений представляли собой дихотомически ветвящиеся оси без листьев и корней. В ходе эволюционной специализации возникли морфологические и физиологические различия между отдельными частями их тел, приведшие к обособлению органов — корней, стеблей и листьев (рис. 17-2). Корни в совокупности образуют *корневую систему*, закрепляющую растение в субстрате и абсорбирующую воду и минеральные вещества из почвы. Система побега включает листья со стеблями, выносящими эти фотосинтезирующие органы к солнцу. Побег пронизан проводящей системой, транспортирующей воду и минеральные вещества к листьям, а конечные продукты фотосинтеза — от них.

Разные типы клеток растительного тела составляют ткани, которые организованы в еще более крупные комплексы, называемые системами тканей. Во всех органах растений три системы тканей — *покровная*, *проводящая* и *основная*; они непрерывно продолжают от органа к органу, демонстрируя целостность растительного организма. Первая из них образует наружный защитный покров растений. Вторая,

Рис. 17-2. Схема строения молодого спорофита плауна булавовидного (*Lusoridium clavatum*), еще прикрепленного к своему подземному гаметофиту. На поперечных срезах показаны ткани листа (А), стебля (Б) и корня (В). Во всех трех органах система покровных тканей представлена эпидермой, а проводящая ткань (из ксилемы и флоэмы) погружена в основную. Основная ткань листа (у плауна — микрофилла) представлена мезофиллом, а стебля — корой, окружающей сплошной тяж проводящей ткани, или протостелу. Лист специализирован для фотосинтеза; стебель — для поддержки листьев и проведения растворов; корень — для поглощения веществ и закрепления растения на субстрате



включающая ксилему и флоэму, погружена в систему основных тканей (рис. 17-2). В разделе 5 будет показано, что принципиальные различия строения корня, стебля и листа состоят прежде всего в относительном распределении последних систем.

Первичный и вторичный рост

Первичный рост происходит вблизи верхушек корней и стеблей. Он начинается их апикальными меристемами и связан главным образом с удлинением тела растений. В ходе первичного роста образуются *первичные ткани*, составляющие *первичное тело растения*. Примитивные, а также и многие современные сосудистые растения состоят целиком из первичных тканей.

Кроме первичного у многих растений происходит дополнительный рост, вызывающий утолщение стебля и корня. Он называется *вторичным* и связан с активностью латеральной меристемы, *камбия*, который формирует *вторичные проводящие ткани*, т. е. *вторичную ксилему* и *вторичную флоэму* (см. рис. 23-6). Образование этих тканей обычно дополняется активностью *пробкового камбия*, дающего *перидерму*, образованную главным образом пробковой тканью. Перидерма замещает эпидерму в качестве покровной системы тканей растения. Вторичные проводящие ткани вместе с ней составляют *вторичное тело растения*. Вторичный рост отмечен уже в середине девона (около 380 млн. лет

назад) у нескольких неродственных групп сосудистых растений.

Трахеальные элементы

Ситовидные элементы, т. е. проводящие клетки флоэмы, имеют мягкие стенки, часто спадаются при отмирании и поэтому редко хорошо различимы в ископаемом состоянии. У *трахеальных элементов* — проводящих клеток ксилемы, — напротив, жесткие, устойчивые, обычно хорошо сохраняющиеся стенки. Так как стенки имеют разное строение, по этим клеткам можно судить о взаимосвязях между разными группами сосудистых растений.

У ископаемых силурийских — девонских форм трахеальные элементы вытянуты в длину и имеют длинные суживающиеся концы. Такие *трахеиды* были первым эволюционным типом водопроводящих клеток и остались единственным у большинства современных споровых сосудистых растений и голосеменных. Трахеиды не только служат каналами для прохождения воды и минеральных веществ, но и выполняют в стебле опорную функцию. Они жесткие, главным образом из-за наличия в стенках лигнина. Именно их жесткость позволила растениям приобрести прямостоячий облик, а некоторым в конечном итоге стать деревьями.

Трахеиды более примитивны (менее специализированы), чем *членики сосудов* — основные водопроводящие клетки у покрытосеменных. Эти членики возникли из трахеид, по-

видимому, независимо в нескольких группах сосудистых растений, в том числе у покрытосеменных, гнетовых (с. 323), у нескольких неродственных видов папоротников, и у некоторых представителей родов *Selaginella* (плауновидные) и *Equisetum* (хвощи). Появление члеников сосудов в этих столь разных группах — превосходный пример конвергентной эволюции, т. е. независимого развития сходных структур у неродственных или только отдаленно родственных организмов (см. «Конвергентная эволюция», гл. 22). Эволюция проводящих клеток у бурых водорослей — другой яркий пример этого явления.

Стелы

Первичные проводящие ткани — первичная ксилема и первичная флоэма, — а также сердцевина (если она имеется) образуют центральный цилиндр, или *стелу*, стебля и корня первичного тела растения. Существует несколько типов стел, в том числе протостела, сифоностела и эвстела.

Протостела, наиболее примитивный тип, состоит из сплошного тяжа проводящей ткани, в котором флоэма либо окружает ксилему, либо рассеяна в ней (рис. 17-2, 17-3, А). Она встречается у вымерших групп споровых сосудистых растений, рассматриваемых ниже, а также у псилофитов, плауновидных и в молодых стеблях некоторых других современных групп. Кроме того, этот тип стелы характерен для корней большинства растений.

Сифоностела, или трубчатая стела, отличается наличием центрального столба основной, или паренхимной, ткани (*сердцевины*), окруженной проводящей тканью (рис. 17-3, Б). Флоэма формируется только снаружи от ксилемного цилиндра или с обеих сторон от него. Такой тип стелы у большинства папоротников. В сифоностелах отхождение *листовых следов*, т. е. сосудистых тяжей, ведущих от стебля к листьям, обычно связано с появлением *листовых прорывов* в проводящем слое (рис. 17-3, В).

Если проводящий цилиндр представлен системой отдельных тяжей, расположенных вокруг сердцевины, как у хвощей и многих голосеменных и покрытосеменных, говорят об *эвстеле*. Листовые прорывы здесь выражены не столь отчетливо, как у сифоностел (рис. 17-3, Г). Сравнительное изучение современных и ископаемых сосудистых растений дает основание полагать, что эвстелы семенных растений

развились непосредственно от довольно примитивных протостел, сходных с обнаруженными у ранних ископаемых голо-семенных. Другими словами, эвстелы и сифоностелы, по-видимому, произошли от протостел независимо, хотя их точные взаимосвязи еще не ясны.

Происхождение корней и листьев

Хотя ископаемые находки дают мало информации о происхождении корней в их современном виде, эти органы, несомненно, возникли из нижних, обычно подземных, частей осевого тела примитивных сосудистых растений. Как правило, корни устроены относительно просто и, по-видимому, сохранили многие из примитивных признаков строения, не сохранившихся в стеблях современных растений.

Листья — важнейшие боковые придатки стебля. Независимо от окончательного размера или структуры они возникают как бугорки (листовые примордии) из апикальной меристемы побега. Существуют два различных типа листьев — микрофиллы и мегафиллы.

Микрофиллы обычно относительно мелкие и имеют единственный тяж проводящей ткани (рис. 17-4, А). Они свойственны стеблям с протостелами и характерны для плауновидных. Ведущие к ним листовые следы не сопровождаются листовыми прорывами. Хотя название микрофилл означает по-гречески «маленький лист», у некоторых видов *Isoetes* листья довольно длинные, а у ряда плауновидных каменноугольного и пермского периодов они достигали в длину метра и более.

Считается, что микрофиллы возникли как поверхностные боковые выросты стебля (рис. 17-5). Сначала эти образования были мелкими, чешуевидными или игловидными, лишенными проводящей ткани. Постепенно возникли зачатки листовых следов, первоначально доходившие только до основания выроста. Наконец листовые следы проникли внутрь придатка, и образовался примитивный микрофилл.

Обычно *мегафиллы*, как говорит их название¹⁾, крупнее микрофиллов. За несколькими исключениями, они характерны для стеблей с сифоно- или эвстелами, причем ведущие

¹⁾ По-гречески «мега-» означает буквально «крупно-» в отличие от «микро-» — «мелко-», а «филлон» — «лист». — *Прим. ред.*

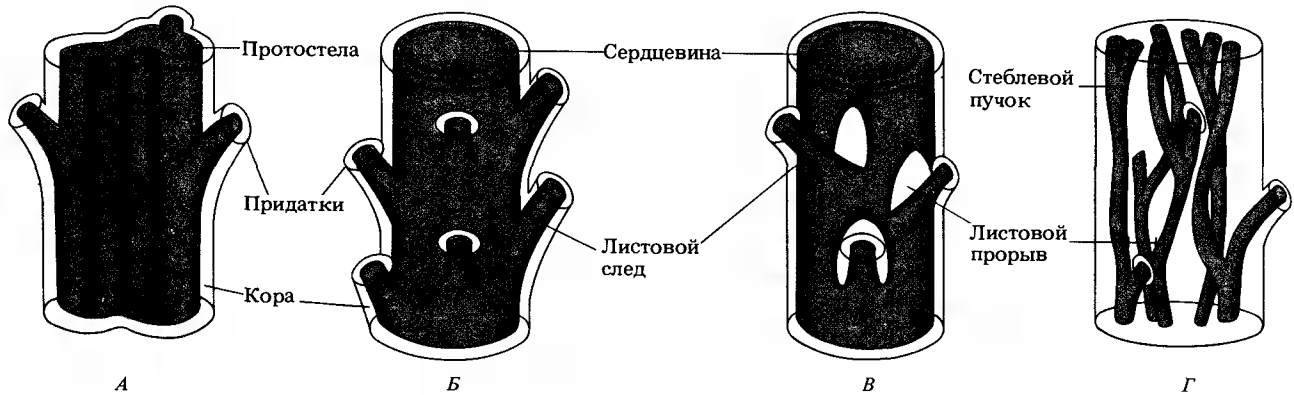


Рис. 17-3. А. Протостела с отходящими от нее придатками — эволюционными предшественниками листьев. Б. Сифоностела, характеризующаяся отсутствием листовых прорывов; листовые

следы просто ответвляются от сплошного цилиндра. Этот тип стелы обнаружен у селлагинеллы и у других растений. В. Сифоностела с листовыми прорывами, присутствующая у многих

покрытосеменных и голосеменных. Г. Эвстела. Сифоностелы и эвстелы, по-видимому, произошли от протостел независимо

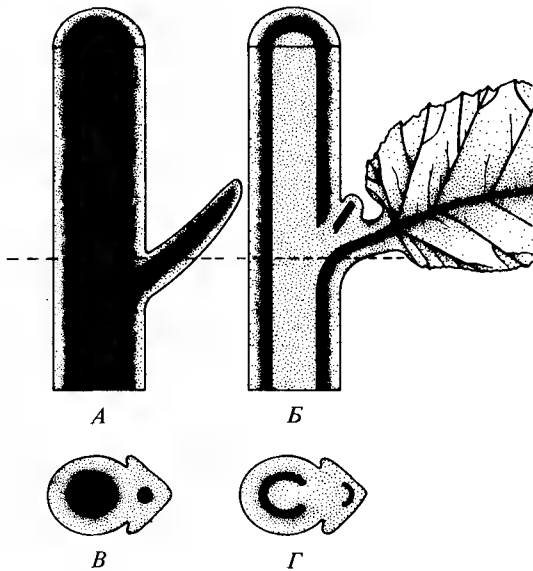


Рис. 17-4. Продольные разрезы через стебли с протостелой и микрофиллом (А) и с сифоностелой и мегафиллом (Б). В и Г. Поперечные срезы через соответствующие стебли в плоскостях, показанных на рис. А и Б пунктирной линией. Обратите внимание на наличие сердцевины и листового прорыва на срезах Б и Г и их отсутствие на срезах А и В. Микрофиллы характерны для плауновидных, мегафиллы — для всех других сосудистых растений

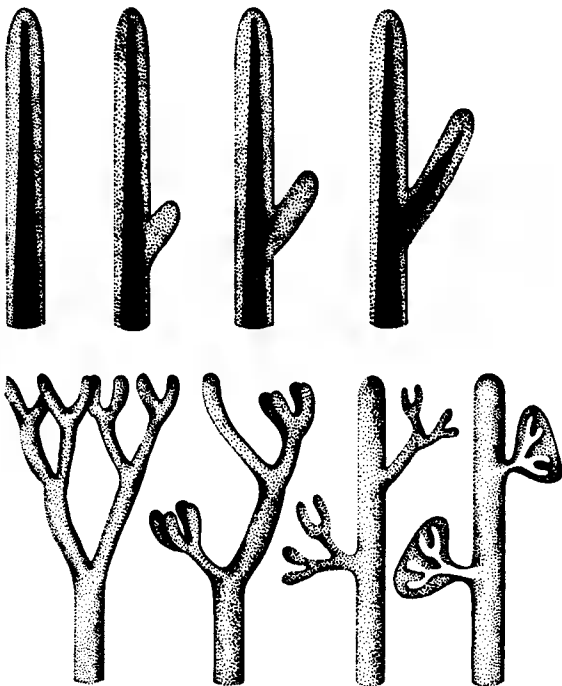


Рис. 17-5. Согласно широко признанной теории, микрофиллы (верхний ряд) возникли как выросты главной оси растения. Мегафиллы (нижний ряд) образовались в результате слияния систем ветвей

к ним листовые следы сопровождаются листовыми прорывами (рис. 17-4,Б). В отличие от микрофиллов *листовая пластинка* большинства мегафиллов имеет сложную систему жилок.

Полагают, что мегафиллы возникли из целой системы ветвей путем ряда преобразований, сходных с изображенными на рис. 17-5. Древнейшие растения имели безлистную дихотомически ветвящуюся ось; неравномерное ветвление привело к тому, что более мощные ветви «перевершинивали» более слабые. За этим последовало уплощение более мелких боковых ветвей. Конечным этапом было их слияние или «сплетение» с образованием примитивной листовой пластинки.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СИСТЕМЫ

Для всех сосудистых растений типичны оогамия и чередование поколений, при котором гаметофит зависит в отношении питания от спорофита (рис. 17-6). Очевидно, что оогамия наиболее подходит для наземных растений, так как при ней перемещаться в чуждой среде за пределами растения должен только один тип гамет, а не оба. В жизненном цикле сосудистых растений доминирует спорофит; он крупнее и намного структурно сложнее гаметофита. У моховидных, как говорилось в гл. 16, гаметофит почти всегда крупнее спорофита, хотя, как и у сосудистых растений, он обычно проще устроен.

Гомоспория и гетероспория

Ранние сосудистые растения давали только один тип спор; их называют *гомоспоровыми* (равноспоровыми). Среди современных сосудистых гомоспория встречается у псилоитов, хвощей, некоторых плауновидных и почти у всех папоротников. В результате мейоза у гомоспоровых возникает только один тип спор, которые прорастают в обоеполые, т. е. имеющие и антеридии, и архегонии, гаметофиты.

Гетероспория (разноспоровость) — образование двух типов спор в двух разных типах спорангиев — встречается у

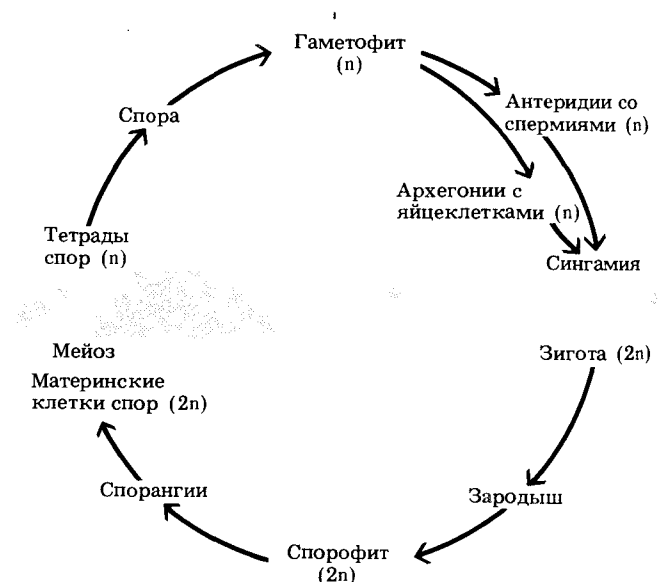


Рис. 17-6. Обобщенный жизненный цикл сосудистого растения

некоторых плауновидных, немногих папоротников и у всех семенных растений. В ходе эволюции неродственных групп сосудистых растений она возникала неоднократно и была обычной уже в девонском периоде, т. е. более 360 млн. лет назад. Споры при этом называются *микро-* и *мегаспорами* и образуются соответственно в *микро-* и *мегаспорангиях*. Хотя «микро» указывает на малые, а «мега» на крупные размеры, мегаспоры не всегда крупнее микроспор, особенно у семенных растений. Однако между ними всегда существуют функциональные различия. Микроспоры дают начало мужским гаметофитам (микрогаметофитам), а мегаспоры — женским (мегагаметофитам). Оба этих типа однополых гаметофитов гораздо мельче гаметофитов гомоспоровых сосудистых растений. У гетероспоровых они развиваются под оболочкой споры, а у гомоспоровых — вне ее.

У хвощей все споры, будучи морфологически идентичными, неодинаковы в физиологическом отношении — некоторые из них дают начало однополым гаметофитам. Можно считать поэтому, что у хвощей наблюдается физиологическая гетероспория, являющаяся, вероятно, ступенью в эволюции только что рассмотренной морфологической гетероспории.

Гаметофиты и гаметы

Относительно крупные гаметофиты равноспоровых растений независимы от спорофита в своем питании, хотя подземные гаметофиты некоторых видов, например псилопов и ряда плаунов, гетеротрофны и связаны питанием с эндомикоризными грибами. Но у других плаунов, как и у большинства папоротников и хвощей, гаметофиты свободноживущие и фотосинтезирующие. В противоположность этому гаметофиты разноспоровых получают питательные вещества от спорофита.

Эволюция гаметофита сосудистых растений характеризуется постепенным уменьшением размера и сложности строения, причем наиболее заметна эта редукция у покрытосеменных (см. с. 332). Архегонии имеются у всех споровых сосудистых растений и у большинства голосеменных, но отсутствуют у всех покрытосеменных; антеридиев, характерных для споровых, у всех голосеменных и покрытосеменных нет. У споровых, включая папоротники, подвижный спермий плывет в водной среде к архегонии, следовательно, эти растения должны расти в таких местообитаниях, где вода, по крайней мере периодически, в изобилии.

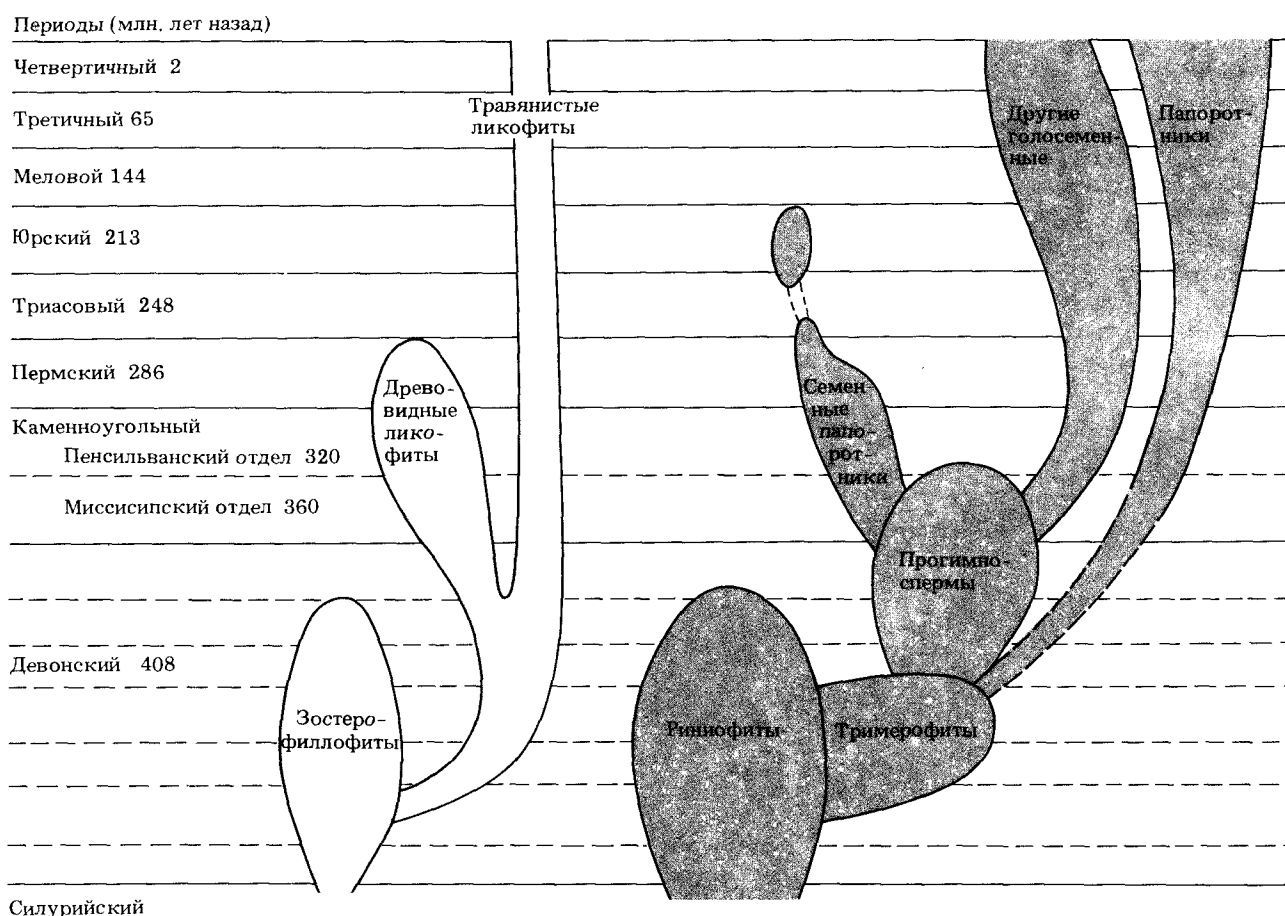


Рис. 17-7. Возможный ход эволюции сосудистых растений, начиная от зостерофиллофитов и риниофитов. Продолжительность девонского периода в общем масштабе временной шкалы увеличена, не показаны связи с цветковыми растениями. Не ясно, от

кого произошли псилофиты и хвощевидные. Описано всего несколько родов ископаемых растений, являющихся, возможно, промежуточными между риниофитами, появившимися в силурийском периоде (около 420 млн. лет назад), и

зостерофиллофитами, древнейшие остатки которых примерно на 10 млн. лет моложе. Точную природу взаимосвязей между этими двумя группами и их общего предка еще предстоит установить

Семя — уникальная структура, в которой зародыш сбрасывается с родительского растения. При этом он окружен прочной оболочкой вместе с запасом пищи, способствующим его приживанию. Семя появилось в ряде эволюционных линий сосудистых растений по крайней мере 360 млн. лет назад. Среди этих групп — плауновидные и хвощевидные, которые обсуждаются в данной главе, посвященной споровым, поскольку все современные представители этих отделов семян не имеют. Эволюция семени — одного из главных факторов, обусловивших господствующее положение семенных растений, и основные черты таких растений, будут рассмотрены в гл. 18.

ОТДЕЛЫ СПОРОВЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Три отдела этих растений — риниофиты (Rhyniophyta), зостерофиллофиты (Zosterophyllophyta) и тримерофиты (Trimerophyta) — процветали в девонский период и вымерли к его концу, т. е. около 360 млн. лет назад, причем риниофиты появились по крайней мере 420 млн. лет назад, в позднем силуре. Все это относительно простые по структуре организмы. Четвертый отдел споровых Progymnospermophyta, или прогимноспермы, будет рассматриваться в гл. 18, так как его представители, возможно, были предками голосеменных и покрытосеменных (рис. 17-7). Кроме вымерших растений мы обсудим в этой главе отделы Psilotophyta, Lycophyta, Sphenophyta и Pterophyta, в которых имеются ныне живущие представители.

Общую модель нарастания разнообразия флоры можно представить как поочередное наступление господства четырех крупных групп, сопровождающееся резким вытеснением предыдущих доминантов. В каждом случае группы, захватывая ведущее положение, достигали высокого видового богатства. Основное участие в этом историческом процессе принимали:

1. Первые сосудистые растения с простой и, вероятно, исходной для прочих групп морфологией. К ним относятся риниофиты, зостерофиллофиты и тримерофиты (рис. 17-8). Эти примитивные формы доминировали с позднего силура до

среднего девона, т. е. примерно 420—370 млн. лет назад (см. рис. 17-1).

2. Папоротники, плауновидные, хвощевидные, прогимноспермы. Эти более сложно устроенные растения господствовали с позднего девона до конца каменноугольного периода (см. рис. 17-9, 18-1), примерно 380—290 млн. лет назад. Приложение к главе дает представление о растениях той эпохи (см. с. 307).

3. Семенные растения, появившиеся в позднем девоне (по крайней мере, 360 млн. лет назад) и к началу пермского периода уже представленные многими эволюционными линиями. Голосеменные преобладали во флорах суши на протяжении большей части мезозойской эры, примерно до 100 млн. лет назад.

4. Цветковые растения, древнейшие остатки которых имеют возраст около 127 млн. лет. Они завоевали сушу за 20—30 млн. лет и с тех пор сохраняют господствующее положение.

ОТДЕЛ RHYNIOPHYTA

К этому отделу принадлежат самые древние из детально известных нам сосудистых растений. Они появились в позднем силуре (не менее 420 млн. лет назад) и вымерли в среднем девоне (около 380 млн. лет назад). Еще более древние сосудистые растения, ископаемые остатки которых по крайней мере на 15 млн. лет старше, были, вероятно, сходны с риниофитами. Отдел включает споровые растения, состоящие из простых, дихотомически ветвящихся осей с верхушечными спорангиями. Дифференцировка на корни, стебли или листья отсутствовала, виды были равноспоровыми. Наз-

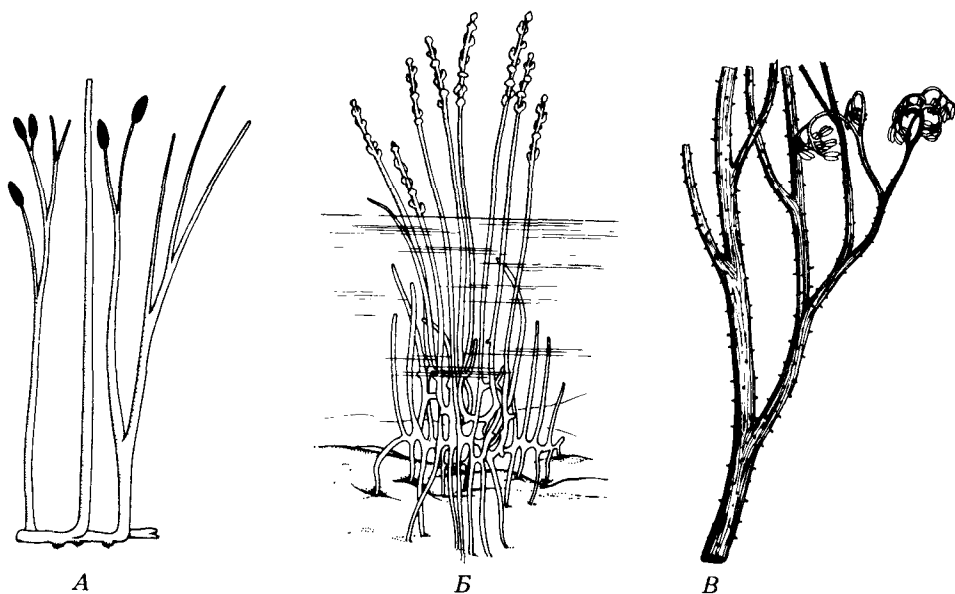


Рис. 17-8. Древние сосудистые растения. А. Риниофит *Rhynia major* — одно из наиболее простых известных нам сосудистых растений. Его безлистный стебель дихотомически ветвился. Терминальные спорангии высвобождали споры, вероятно, за счет продольного расщепления. Б. У рода *Zosterophyllum* и других зостерофиллофитов собранные в терминальные колоски спорангии расщеплялись по определенным бороздам вокруг своего дистального края. Более крупные, чем риниофиты, эти растения, как и последние, как правило, дихотомически ветвились, были голыми, шиповатыми или покрытыми зубчиками. В. Тримерофиты — еще более крупные и сложнее устроенные растения с крепкой центральной осью и боковыми ветвями меньшего размера, которые дихотомически ветвились и часто заканчивались группами парных, суженных к концам спорангиев. Наиболее известные роды из этой группы — *Psilotophyton* и *Trimerophyton*. На рисунке приведена реконструкция вида *Psilotophyton princeps*. Отдельные экземпляры *Rhynia major* достигали в высоту 0,5 м, а некоторые тримерофиты — более 1 м (см. также рис. 17-1).

Рис. 17-9. Реконструкция болотистого леса каменноугольного периода (см. также рис. 18-1)

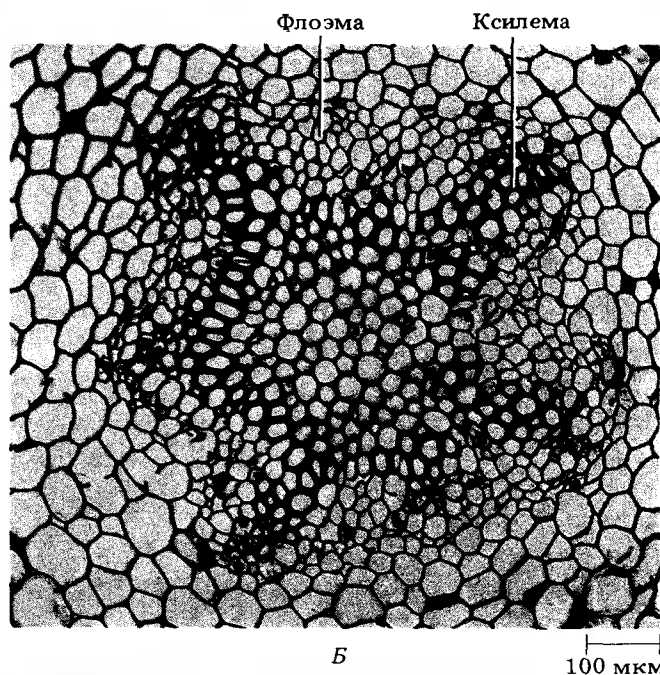
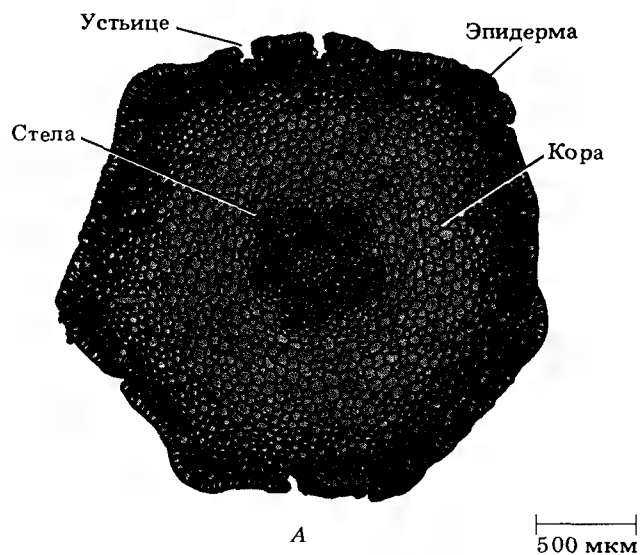


Рис. 17-10. *Psilotum nudum*. А. Поперечный разрез стебля, показывающий сформировавшиеся ткани. Б. Простела; видны ксилема и флоэма



Рис. 17-11. Подземный гаметофит *Psilotum nudum*. Гаметофиты обоеполые, т. е. несут и антеридии, и архегонии



А

Рис. 17-12. А. *Tmesipteris parva* на стволе древовидного папоротника *Cyathea australis* в Новом Южном Уэльсе, Австралия. Б. *Tmesipteris lanceolata* из Новой Каледонии



Б

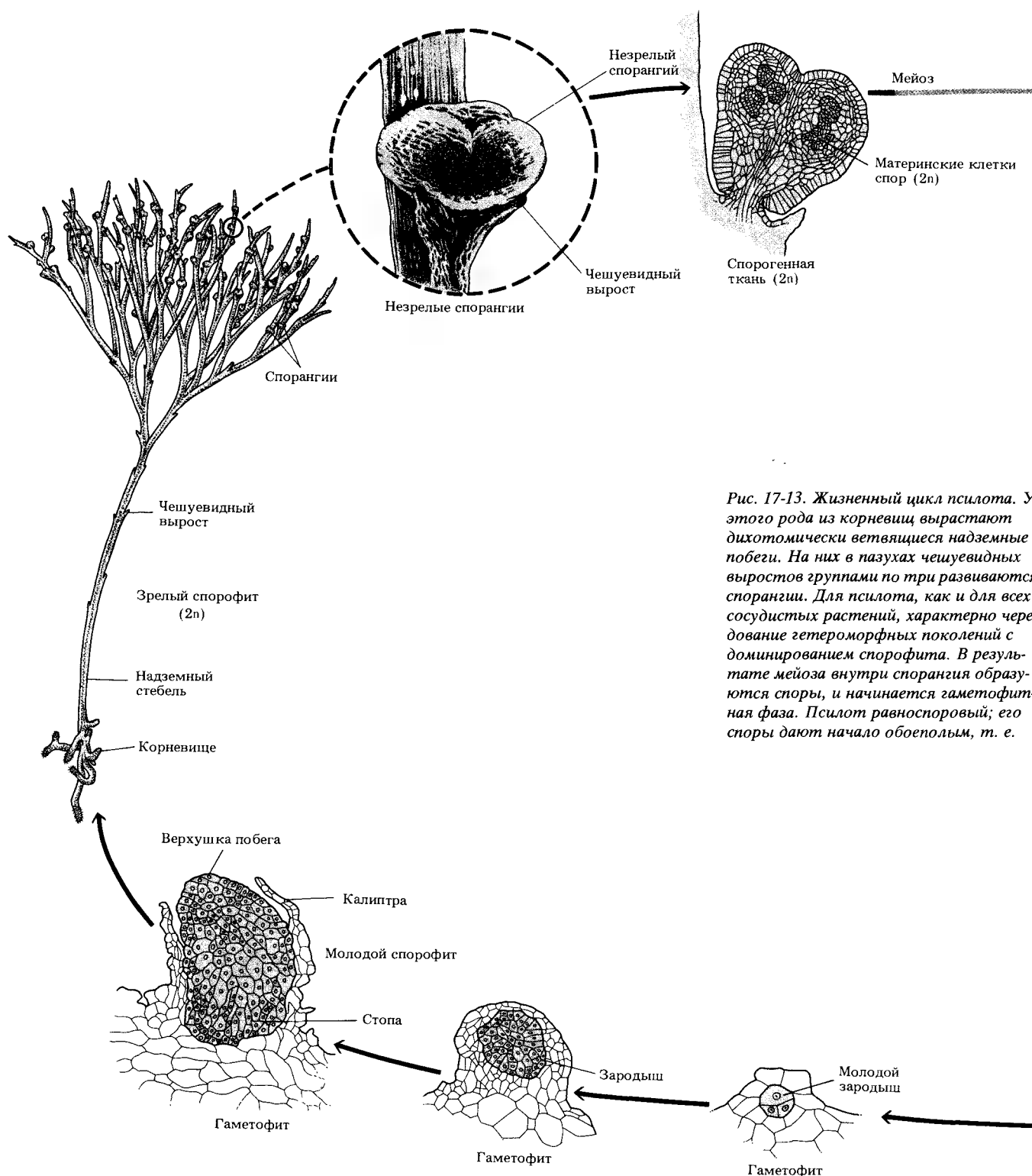
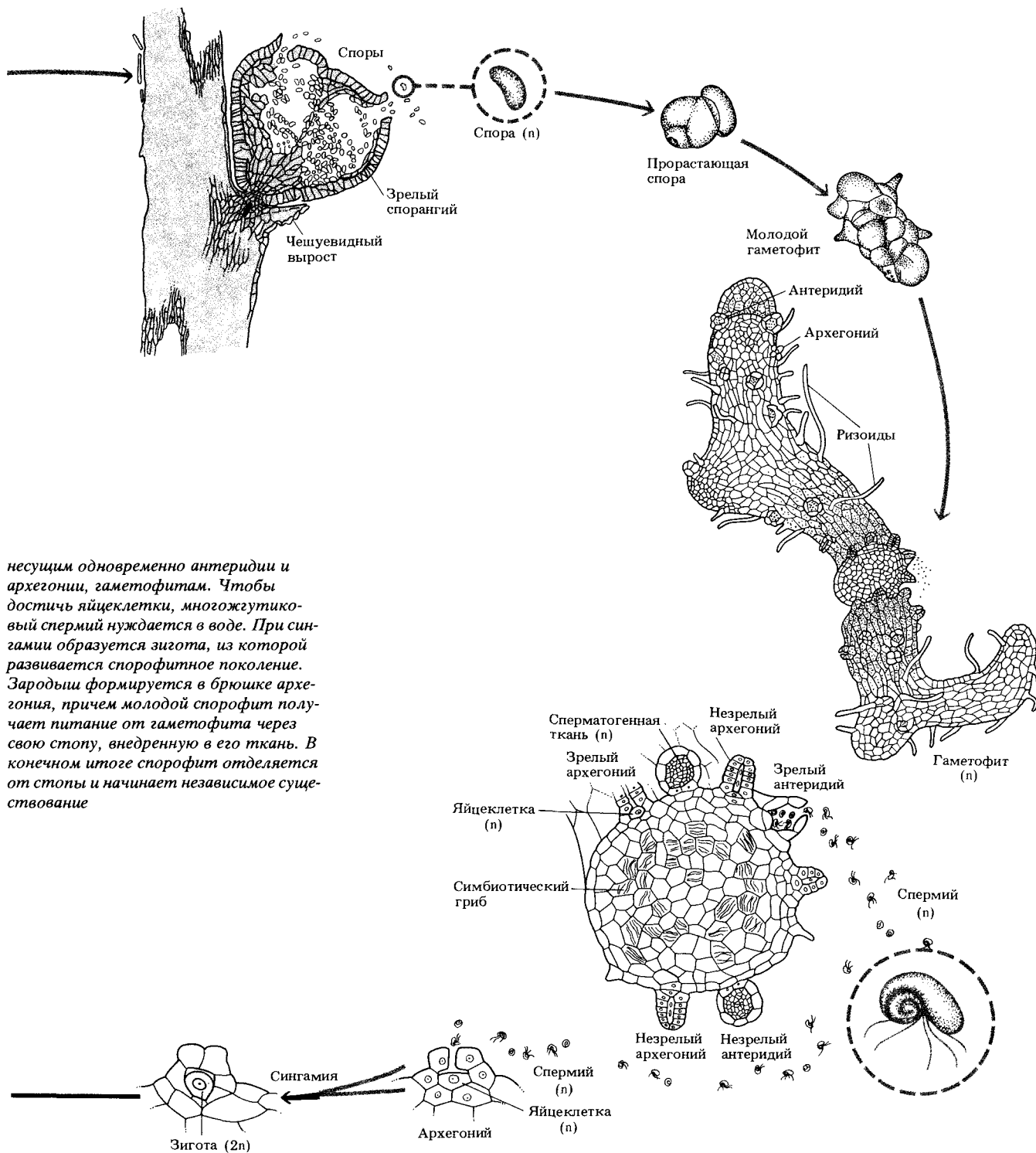


Рис. 17-13. Жизненный цикл псилота. У этого рода из корневищ вырастают дихотомически ветвящиеся надземные побеги. На них в пазухах чешуевидных выростов группами по три развиваются спорангии. Для псилота, как и для всех сосудистых растений, характерно чередование гетероморфных поколений с доминированием спорофита. В результате мейоза внутри спорангия образуются споры, и начинается гаметофитная фаза. Псилот равноспоровый; его споры дают начало обоим полам, т. е.

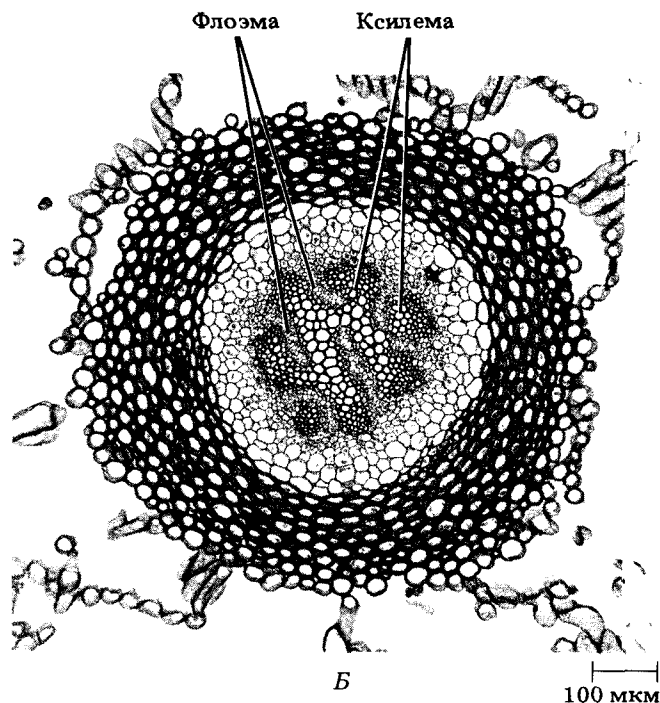
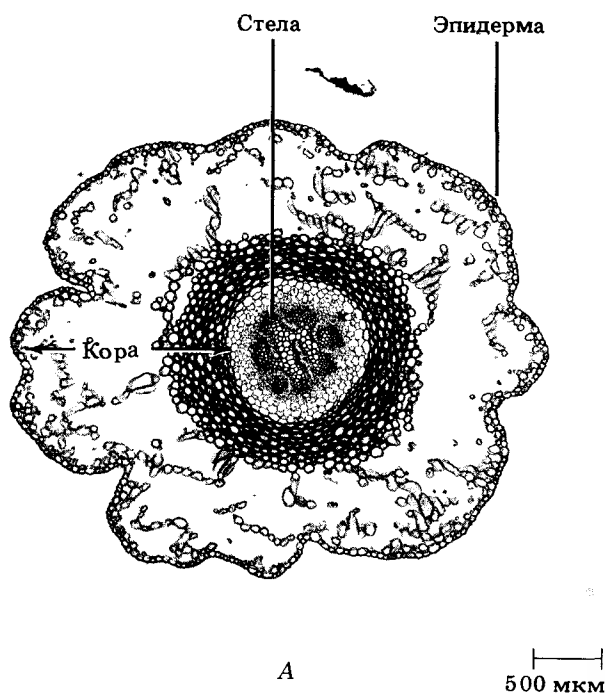


несущим одновременно антеридии и архегонии, гаметофитам. Чтобы достичь яйцеклетки, многожгутиковый спермий нуждается в воде. При сингамии образуется зигота, из которой развивается спорофитное поколение. Зародыш формируется в брюшке архегония, причем молодой спорофит получает питание от гаметофита через свою стопу, внедренную в его ткань. В конечном итоге спорофит отделяется от стопы и начинает независимое существование

Рис. 17-14. А. Поперечный срез стебля *Lycopodium complanatum*, на котором

видны зрелые ткани. Б. Протостела этого же вида; видны ксилема и флоэма.

И стебель, и корень плаунов протостелические (см. также рис. 17-2)

Рис. 17-15. *Lycopodium lucidulum* — представитель плаунов, не имеющих стробила; спорофиллы рассеяны среди стерильных микрофиллов

вание отдела происходит от деревни Райни¹⁾ в Шотландии, близ которой остатки этих примитивных растений прекрасно сохранились в кремнистых породах.

Куксония (*Cooksonia*), представитель риниофитов, обитавший, как полагают, на заболоченных низинах, — древнейшее из известных нам сосудистых растений (см. рис. 1-5, 17-1). Ее тонкие безлистные надземные стебли достигали в длину 6,5 см; спорангии были шаровидными. Хотя о нижних частях этих растений ничего не известно, вполне вероятно, что куксония имела корневище, т. е. подземный стебель, от которого отходили надземные ветви. В мацерированных кусочках осей обнаружены трахеиды. Куксония вымерла к раннему девону, около 390 млн. лет назад.

Наиболее известный представитель риниофитов — риния (*Rhynia*) (рис. 17-8, А), вероятно болотное растение, безлистные, дихотомически ветвящиеся стебли которого отходили от корневища с пучками водопоглощающих ризоидов. Надземные стебли ринии длиной 20—50 см и толщиной 3—6 мм были покрыты кутикулой, имели устьица и служили фотосинтезирующими органами.

По внутренней структуре риния напоминала современные сосудистые растения. Единственный слой поверхностных клеток — эпидерма — окружал ассимиляционную ткань коры, а центр оси состоял из сплошного тяжа ксилемы, окруженного двумя слоями клеток, возможно, флоэмных. По-видимому, первыми развивались клетки ксилемы в центральной части тяжа, а последними — на его периферии.

¹⁾ По-латыни ее название (*Rhynie*) читается «Риниз». — Прим. ред.

Рис. 17-16. А. *Selaginella kraussiana* — стелющееся, ползучее растение. Видны придаточные корни, образующиеся на стеблях. Б. *S. rupestris* со стробилами. В. *S. willdenowii* — растение тропиков Старого Света, встречающееся во Вьетнаме, Малайзии и Гималаях. Этот теневыносливый вид с переливчатыми, металлически блестящими голубыми листьями может забираться по деревьям на семиметровую высоту

ОТДЕЛ ZOSTEROPHYLLOPHYTA

Ископаемые остатки представителей этого отдела вымерших сосудистых растений находят в ранне- — позднедевонских отложениях возрастом примерно от 408 до 370 млн. лет. Как и риниофиты, они были безлистными и дихотомически разветвленными. Возможно, растения этой группы обитали в воде. Надземные стебли покрывала кутикула, но только самые верхние ветви имели устьица. Это может свидетельствовать о том, что нижние были погружены в ил. Предполагают, что у зостерофиллума (*Zosterophyllum*) эти ветви часто давали боковые ответвления, вильчато разделявшиеся на две оси, одна из которых росла вверх, а другая вниз (рис. 17-8, Б). Растущие вниз ответвления, по-видимому, служили опорой растению, позволяя ему распространяться в стороны. Свое название зостерофиллофиты получили из-за их общего сходства с современным покрытосеменным *Zostera*, растущим в морской воде и внешне напоминающим злаки.

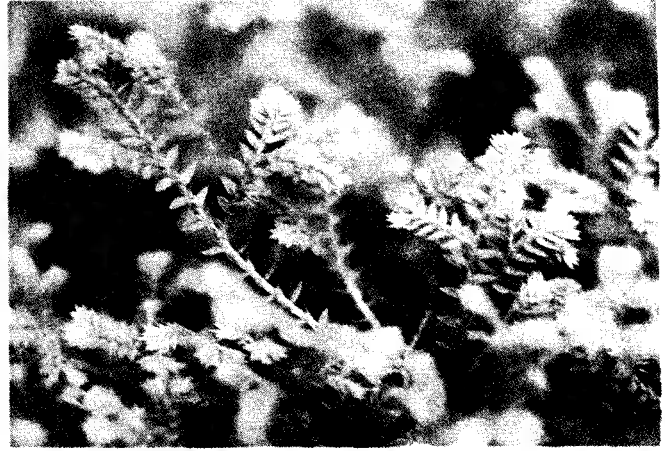
В отличие от риниофитов спорангии зостерофиллофитов, имевшие шаровидную или бобовидную форму, располагались латерально на коротких ножках. Растения были равноспоровыми. Хотя внутренняя структура зостерофиллофитов в основном такая же, как у риниофитов, первыми достигавшие зрелости клетки ксилемы располагались здесь по периферии ксилемного тяжа, а развивавшиеся последними — в его центре.

Можно почти с полной уверенностью считать, что зостерофиллофиты — предки плауновидных. Спорангии древних плауновидных также располагались латерально, и ксилема в обоих отделах развивалась центростремительно (от периферии к центру). Представители двух этих отделов заметно отличаются от риниофитов и тримерофитов.

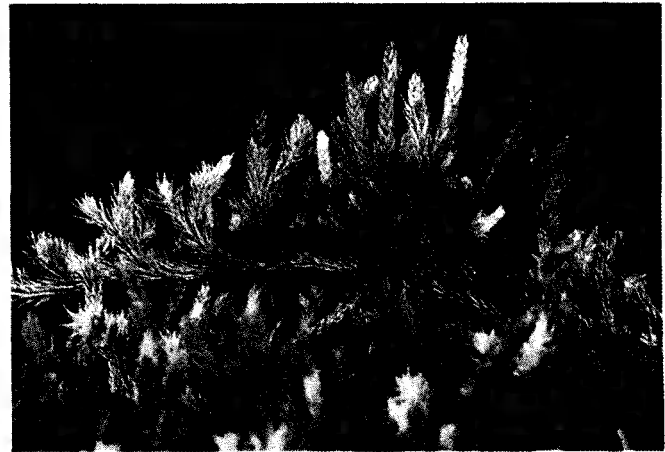
ОТДЕЛ TRIMEROPHYTA

Этот отдел произошел, вероятно, непосредственно от риниофитов, а его представители, по-видимому, стали предками папоротников, прогимноспермов и, не исключено, также хвощей. Тримерофиты, более крупные и более сложно устроенные по сравнению с риниофитами и зостерофиллофитами растения (рис. 17-8, В), впервые появились в раннем девоне, около 395 млн. лет назад, и вымерли к концу среднего девона, примерно 20 млн. лет спустя, просуществовав, таким образом, относительно короткий промежуток времени.

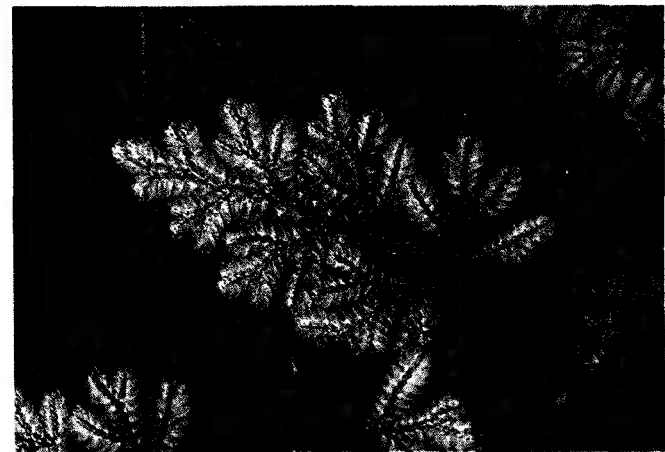
Хотя тримерофиты более продвинуты в эволюционном отношении, чем риниофиты, они еще лишены листьев. На главной оси формировались системы боковых ветвей, неоднократно разделявшихся дихотомически. Эти растения, подобно риниофитам и зостерофиллофитам, были равноспо-



А



Б



В

ровыми. Некоторые из более мелких ветвей заканчивались удлиненными спорангиями, тогда как другие были исключительно вегетативными. Кроме усложнившегося способа ветвления тримерофиты имели и более массивный, чем у риниофитов, проводящий тяж, который вместе с мощной корой, состоявшей из толстых клеток, вероятно, давал опору довольно крупному растению. Как и у риниофитов,

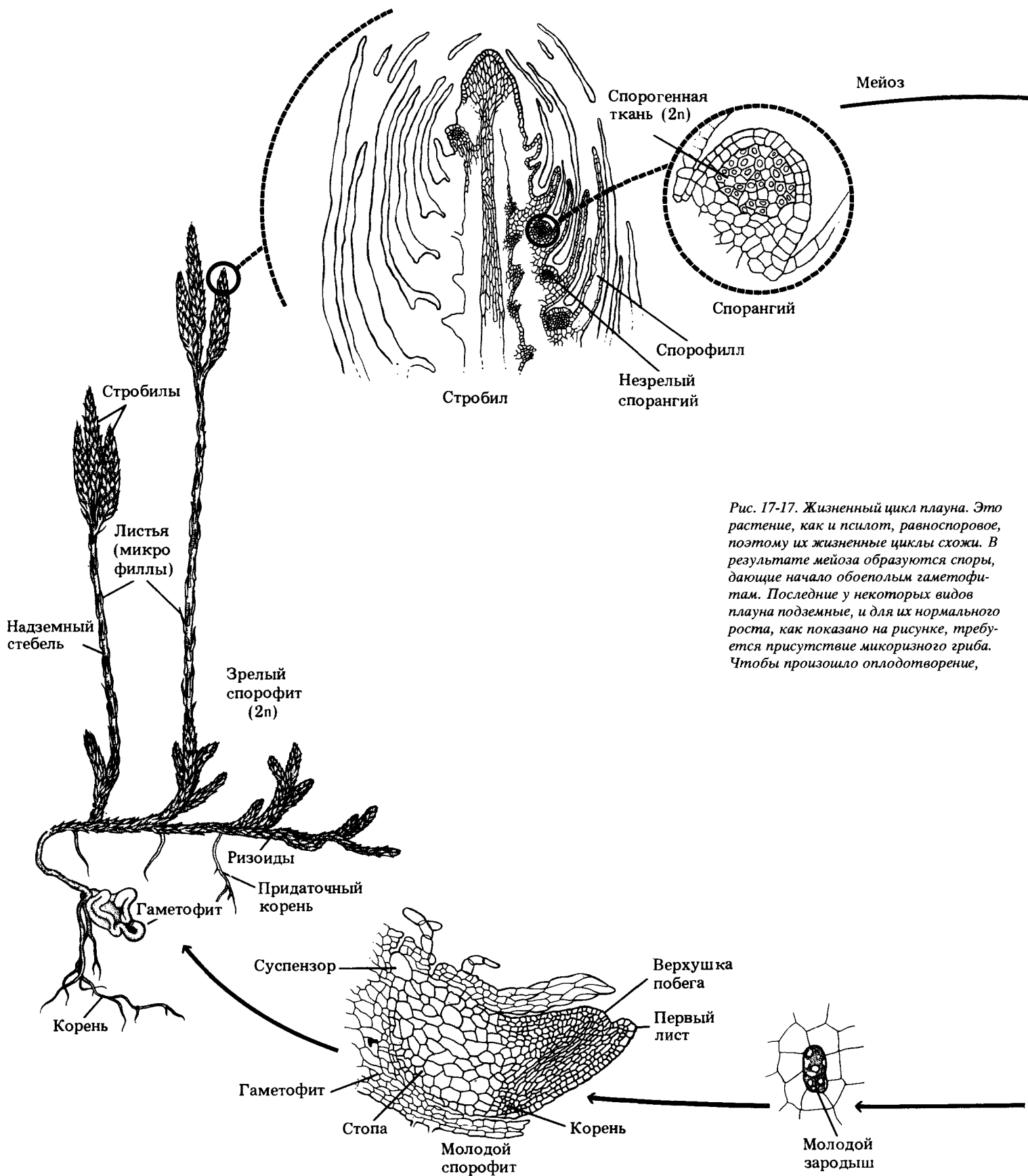
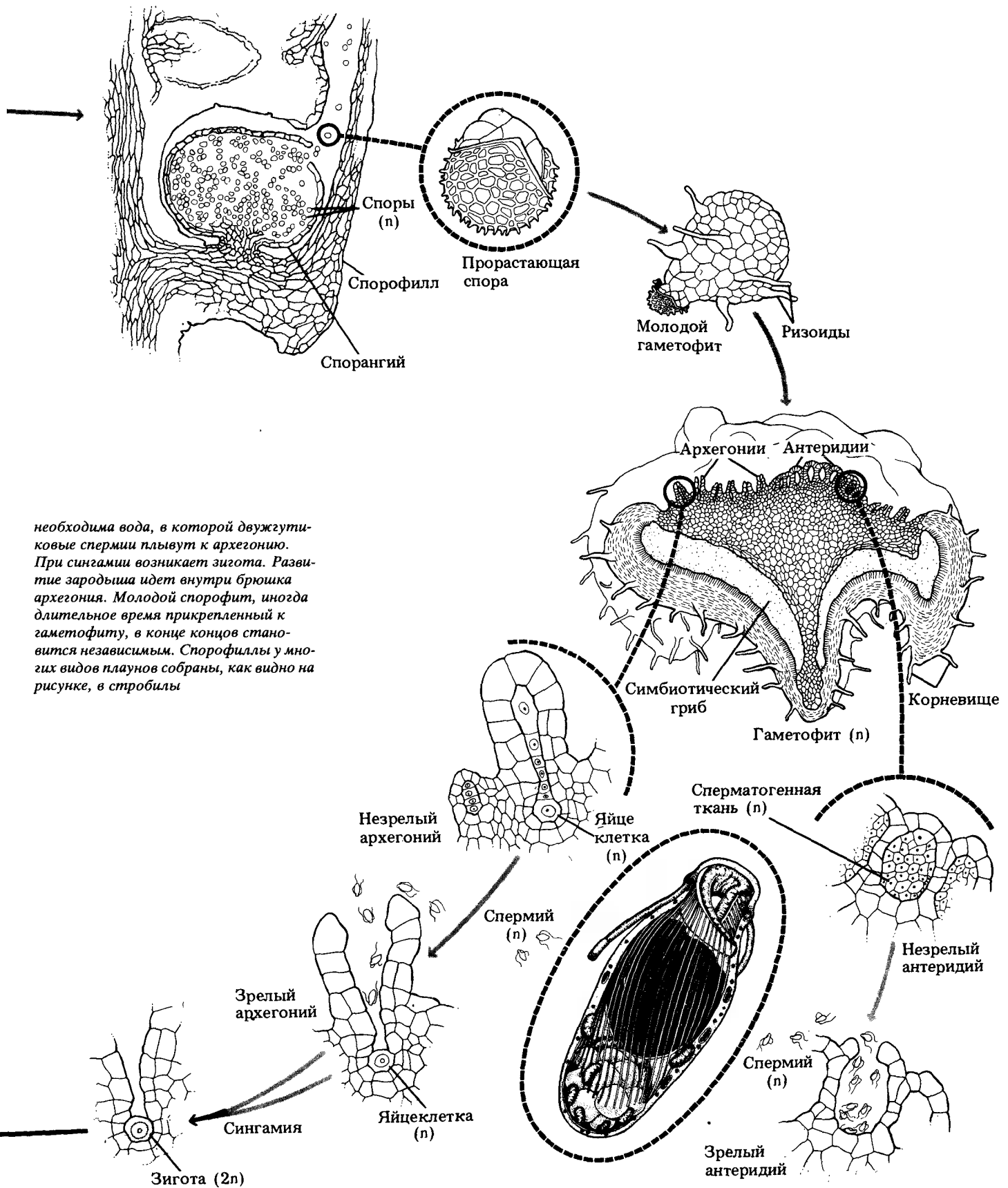


Рис. 17-17. Жизненный цикл плауна. Это растение, как и псилот, равноспоровое, поэтому их жизненные циклы схожи. В результате мейоза образуются споры, дающие начало обоеполю гаметофитам. Последние у некоторых видов плауна подземные, и для их нормального роста, как показано на рисунке, требуется присутствие микоризного гриба. Чтобы произошло оплодотворение,



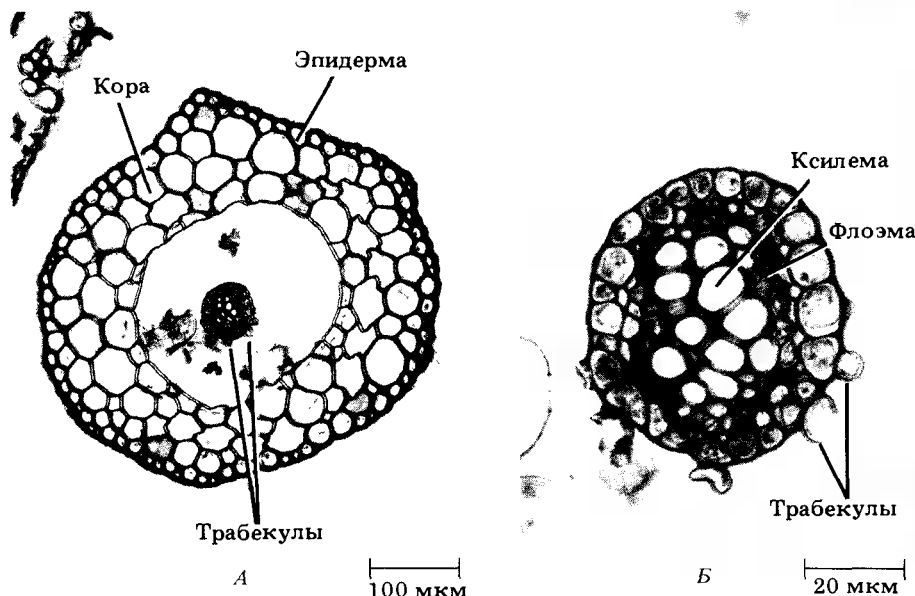


Рис. 17-18. Селагинелла. А. Поперечный срез стебля, на котором видны зрелые ткани. Протостела поддерживается в центре полого стебля удлиненными

коровыми (эндодермальными) клетками, называемыми трабекулами. На рисунке видны только их фрагменты. Б. Протостела крупным планом



Рис. 17-19. Спорофит *Isoetes muricata*. Видны листья, похожие на иглы дикобраза, стебель и корни

первые клетки ксилемы у тримерофитов формировались в центре (центробежное развитие). Название отдела происходит от греческих слов «tri», «meros» и «phyton» и означает «растение из трех частей». В нем отражено тройчатое разделение вторичных ветвей у рода *Trimerophyton*.

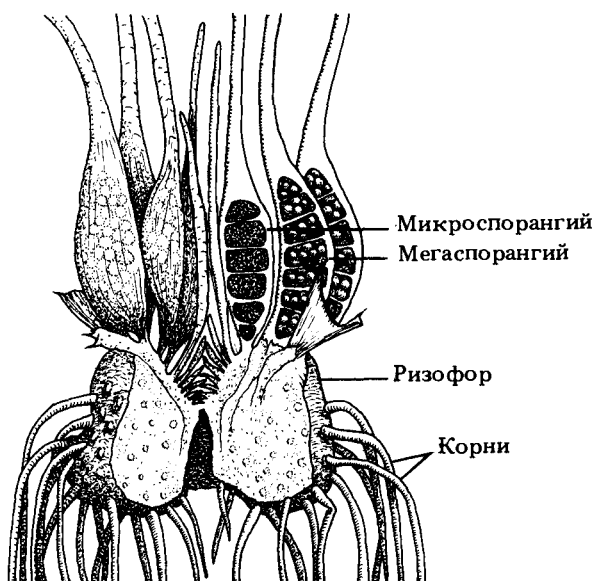


Рис. 17-20. Схема вертикального разреза через полушишник. Листья развиваются на верхней, а корни на нижней поверхности короткого мясистого подземного стебля. Одни листья (мегаспорофиллы) несут мегаспорангии, другие (микроспорофиллы) — микроспорангии. Микроспорофиллы располагаются ближе к центру растения

ОТДЕЛ PSILOTOPHYTA

Отдел включает два доживших до наших дней рода: псилот (*Psilotum*) и тмезиптерис (*Tmesipteris*). Псилот распространен в тропиках и субтропиках; в США он встречается во Флориде, Луизиане, Аризоне, Техасе, на Гавайских островах и Пуэрто-Рико, а также как обычный оранжерейный сорняк. Ареал тмезиптериса ограничен Австралией, Новой Каледонией, Новой Зеландией и другими островами южной части Тихого океана. Оба рода — очень просто устроенные растения, напоминающие по своей основной структуре риниофиты.

Псилот уникален среди современных растений тем, что не имеет ни корней, ни листьев. Спорофит состоит из дихотомически ветвящейся надземной части с мелкими чешуевидными выростами и разветвленной подземной системы корневищ с многочисленными ризоидами (рис. 17-11). В наружных клетках коры корневищ присутствует эндомикоризный зигомизец. У псилота — протостела, следовательно, нет листовых прорывов (рис. 17-10).

Это растение равноспоровое; споры образуются в спорангиях, расположенных на концах коротких боковых ветвей. Прорастая, они дают начало обоеполым гаметофитам, которые похожи на фрагменты корневищ (рис. 17-11). Как и последние, подземный гаметофит содержит симбиотический грибок, а в некоторых случаях имеет проводящую ткань. Спермии псилота многожгутиковые и, чтобы достичь яйцеклетки, нуждаются в воде. Первоначально спорофит прикреплен к гаметофиту стопой — структурой, абсорбирующей питательные вещества из гаметофита. Впоследствии он от нее отделяется, а стопа остается погруженной в гаметофит.

Тмезиптерис растет как эпифит на древовидных папоротниках и других растениях (рис. 17-12). Листовидные придатки у него крупнее, чем чешуевидные выросты псилота, но в прочих отношениях эти два рода достаточно сходны.

Жизненный цикл псилота представлен на рис. 17-13.



А



Б

Рис. 17-21. Один из видов хвоща с практически лишенными хлорофилла фертильными побегами, резко отличающимися по внешнему облику от вегетативных. А. Фертильные побеги, каждый с верхушечным стробилом; на каждом

узле мутовки чешуевидных листьев. Б. Вегетативные побеги

узле мутовки чешуевидных листьев. Б. Вегетативные побеги

ОТДЕЛ LYCOPHYTES

Четыре ныне живущих рода и примерно 1000 современных видов отдела Lycophytes (ликофиты, или плауновидные) представляют эволюционную линию, известную еще из девонского периода. Предками плауновидных почти с полной уверенностью можно считать зостерофиллофитов (см. рис. 17-8,Б). Существует несколько порядков этого отдела; по крайней мере три из них, ныне вымершие, включали деревья, достигавшие иногда крупных размеров. Однако три современных порядка плауновидных состоят только из трав. И современные, и ископаемые ликопиты имеют микрофиллы; этот тип листьев — характернейшая черта отдела. Древовидные его представители были одними из доминирующих растений «углеобразующих» лесов каменноугольного периода (см. приложение к этой главе и рис. 18-1). Некоторые из них формировали структуры, сходные с семенами современных семенных растений. Большинство линий древесных плауновидных вымерло до конца палеозойской эры, т. е. не позже 248 млн. лет назад.

Lycopodium

Наверное, самыми известными из современных ликопитов являются плауны (род *Lycopodium*, см. рис. 10-7,В). Приблизительно 200 их видов встречаются от арктических областей до тропиков, хотя и редко играют заметную роль в растительных сообществах. Большинство тропических форм — эпифиты и поэтому редко бросаются в глаза, но несколько видов умеренных областей образуют ковры, иногда заметные в напочвенном покрове леса. Так как эти растения вечнозеленые, их лучше всего видно зимой.

Спорофит плауна состоит из ветвящегося корневища, от которого отходят надземные ветви и придаточные корни. И

стебли, и корни протостелические (рис. 17-14). Микрофиллы обычно расположены спирально. Плаун — равноспоровое растение; спорангии расположены одиночно на верхней поверхности фертильных микрофиллов, называемых *спорофиллами*, — видоизмененных листьев или листоподобных органов. У некоторых видов спорофиллы рассеяны среди стерильных микрофиллов и почти не отличаются от них (рис. 17-15). У других нефотосинтезирующие спорофиллы собраны в *стробилы* на верхушках надземных ветвей (см. рис. 10-7,В).

Споры плауна после прорастания дают начало обоеполю гаметофитам, которые в зависимости от вида представляют собой либо зеленые неправильно-лопастные образования, либо ветвящиеся подземные нефотосинтезирующие структуры. Как и у псилопта и тмезиптериса, такие подземные гаметофиты вступают в симбиоз с грибом. Развитие и созревание архегониев и антеридиев у плаунов иногда продолжается от 6 до 15 лет. По мере роста гаметофита в последовательно созревающих архегониях может возникать целый ряд спорофитов.

Для оплодотворения необходима вода; двужгутиковый спермий подплывает в ней к архегонию и затем в ней же движется через его шейку. После оплодотворения зигота развивается в зародыш, растущий в брюшке архегония. Молодой спорофит может оставаться прикрепленным к гаметофиту в течение длительного времени, но в конце концов становится независимым.

Жизненный цикл плауна показан на рис. 17-17.

Selaginella

Среди современных родов плауновидных род селлагинелла (*Selaginella*) насчитывает наибольшее число видов — около 700, распространенных главным образом в тропиках. Многие из них растут во влажных местообитаниях, но некоторые и в

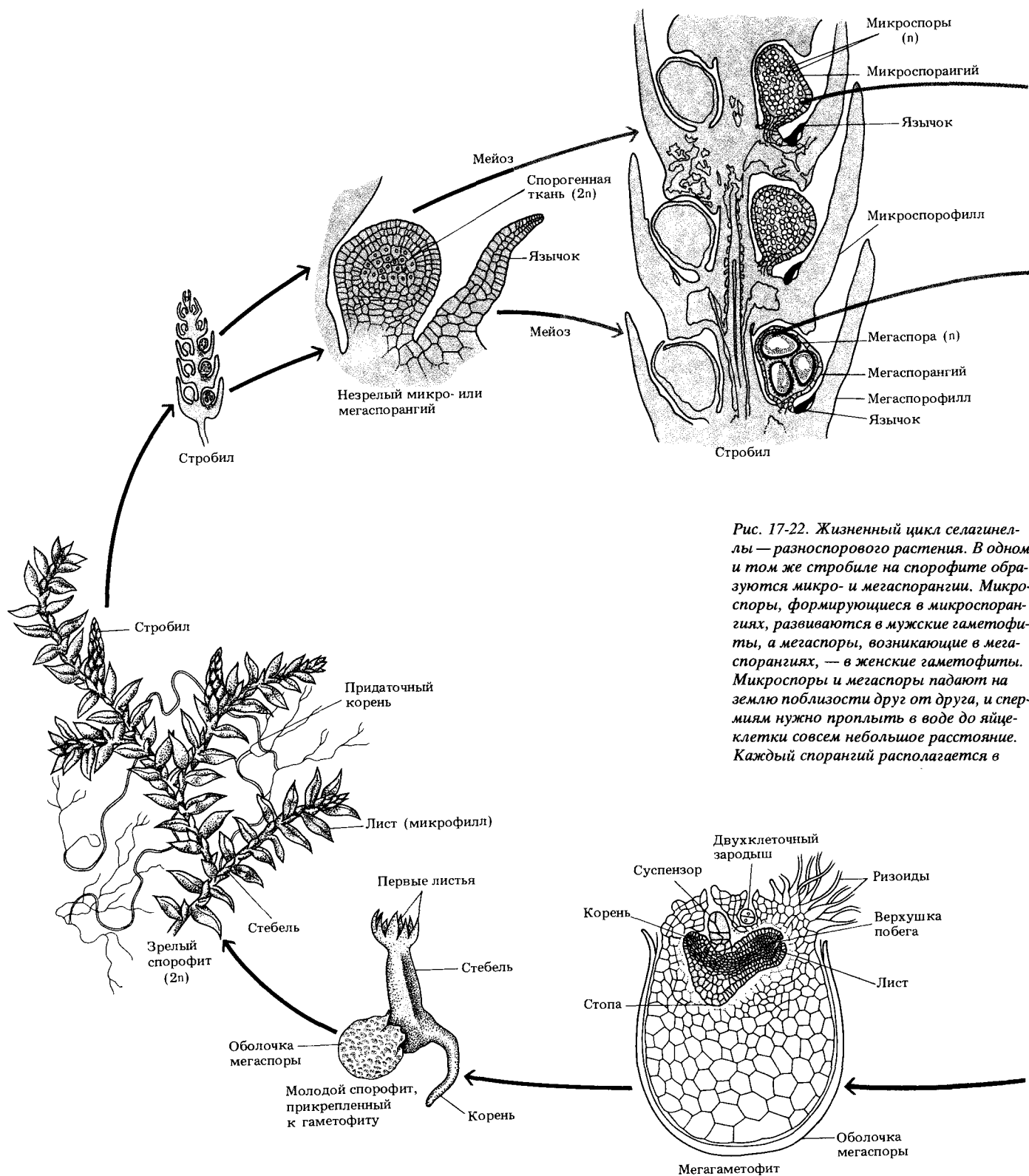
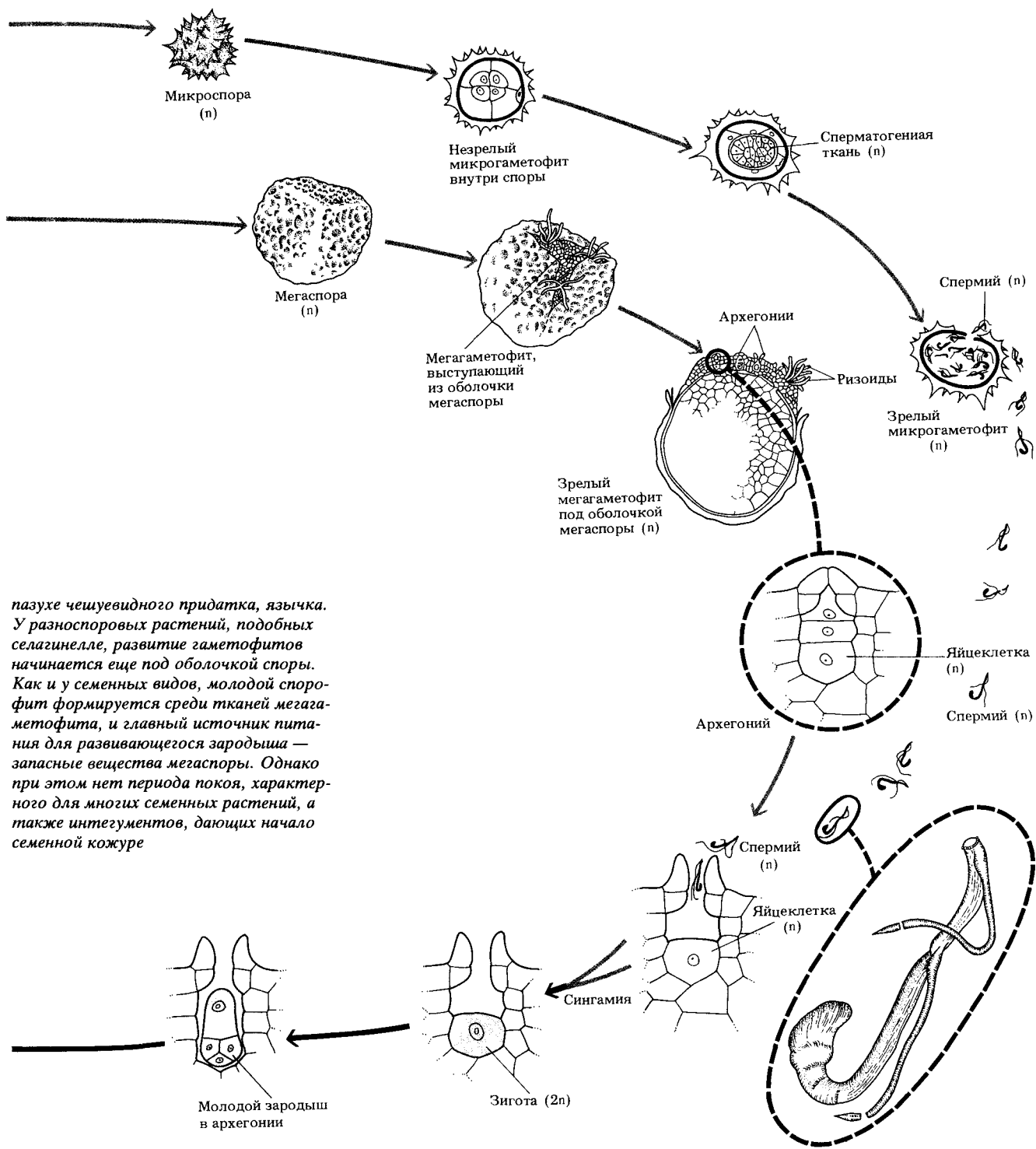


Рис. 17-22. Жизненный цикл селагинеллы — разноспорового растения. В одном и том же стробиле на спорофите образуются микро- и мегаспорангии. Микроспоры, формирующиеся в микроспорангиях, развиваются в мужские гаметофиты, а мегаспоры, возникающие в мегаспорангиях, — в женские гаметофиты. Микроспоры и мегаспоры падают на землю поблизости друг от друга, и спермиям нужно проплыть в воде до яйцеклетки совсем небольшое расстояние. Каждый спорангий располагается в



пазухе чешуевидного придатка, язычка. У разнospоровых растений, подобных селaгинелле, развитие гаметофитов начинается еще под оболочкой споры. Как и у семенных видов, молодой спорофит формируется среди тканей мегagamетофита, и главный источник питания для развивающегося зародыша — запасные вещества мегаспоры. Однако при этом нет периода покоя, характерного для многих семенных растений, а также интегументов, дающих начало семенной кожуре

пустынных областях, впадая в покой во время наиболее сухой части года. Среди последних — так называемое «воскресающее» растение — *Selaginella lepidophylla*, ареал которого простирается от Мексики на север до Техаса и Нью-Мексико.

В основных чертах травянистые спорофиты селлагинелл и плаунов схожи; здесь также наблюдаются микрофиллы, а спорофиллы образуют стробилы (рис. 17-16). В отличие от плаунов у селлагинелл вблизи основания верхней поверхности каждого микрофилла и спорофилла развивается мелкий чешуевидный вырост, называемый язычком. Стебель и корень протостелические (рис. 17-18).

В отличие от равноспоровых плаунов селлагинеллы разноспоровые и имеют однополые гаметофиты, в чем состоит наиболее существенное различие между этими двумя родами. Каждый спорофилл несет на своей верхней поверхности единственный спорангий. Мегаспорангии образуются на *мегаспорофиллах*, а микроспорангии — на *микроспорофиллах*. Оба типа спорангиев находятся в одном и том же стробиле.

Мужские гаметофиты (микрогаметофиты) у селлагинелл возникают из микроспор. Четыре микроспоры образуются в результате мейоза из каждой материнской клетки микроспоры. Сам гаметофит развивается внутри микроспоры и лишен хлорофилла. В зрелом состоянии он состоит из единственной проталиальной, или вегетативной, клетки и антеридия, образующего множество двужгутиковых спермиев. Для их высвобождения стенка микроспоры должна разорваться.

В ходе развития женского гаметофита (мегагаметофита) стенка мегаспоры разрывается, и та его часть, в которой формируются архегонии, выступает через разрыв наружу. Имеются данные, что в женском гаметофите иногда появляются хлоропласты, хотя более вероятно, что он получает питательные вещества в основном из запасов внутри мегаспоры.

Для того чтобы спермии достигли архегониев и произошло оплодотворение, требуется вода. Обычно перед этим гаметофиты отделяются от стробила. В ходе развития зародышей и у плаунов, и у селлагинелл формируется структура, называемая *суспензором* (*подвеском*). У плаунов и некоторых видов селлагинеллы он неактивен, но у других ее видов служит для «проталкивания» развивающегося зародыша вглубь богатой питательными веществами массы женского гаметофита. Растущий спорофит постепенно выступает из тканей гаметофита и становится независимым.

Жизненный цикл селлагинеллы приведен на рис. 17-22.

Isoetes

Замечательным представителем плауновидных является *Isoetes*, или полушник. Виды этого рода водные или растут в сезонно увлажняемых местах, пересыхающих в определенное время года. Спорофит полушника состоит из короткого мясистого подземного стебля (клубнелуковицы, или ризофора), несущего на верхней поверхности похожие на иглы дикобраза микрофиллы, а на нижней — корни (рис. 17-19). Каждый лист является потенциальным спорофиллом.

Как и селлагинелла, полушник разноспоровый. Мегаспорангии образуются в основании мегаспорофиллов, а микроспорангии — микроспорофиллов, ближе к центру растения (рис. 17-20). Непосредственно над спорангием каждого спорофилла находится язычок.

Одна из отличительных черт полушника — наличие специализированного камбия, образующего вторичные ткани

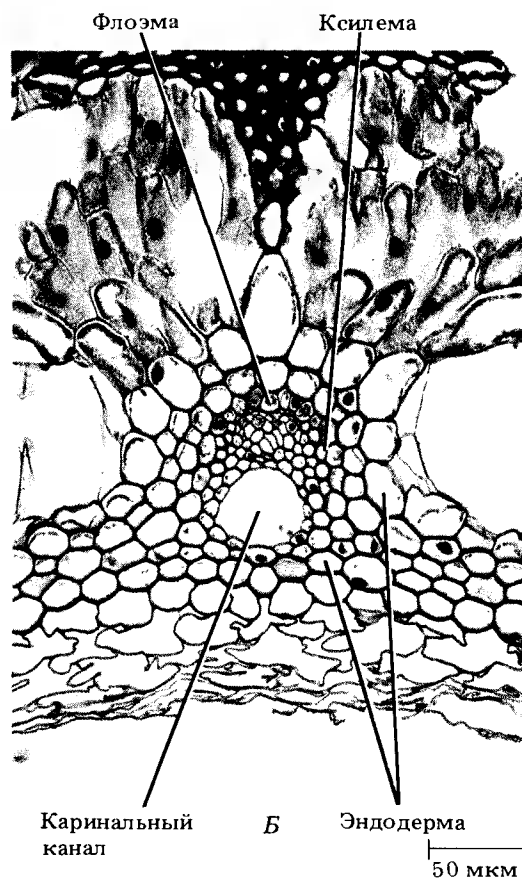
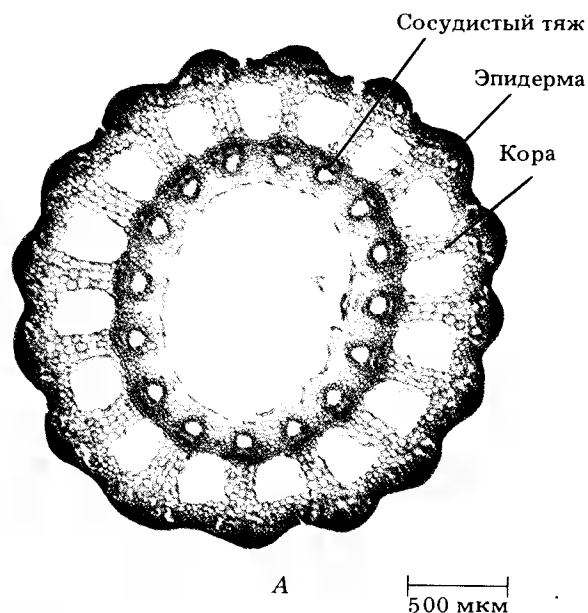


Рис. 17-23. Анатомия стебля хвоща. А. Поперечный срез, на котором видны зрелые ткани. Б. Отдельный проводящий тяж с ксилемой и флоэмой

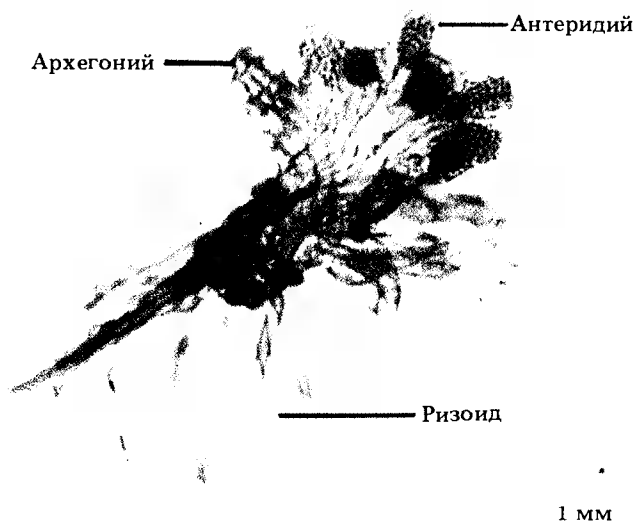


Рис. 17-24. Обоеполюй гаметофит хвоща с мужскими и женскими гаметами. Сравните его с изображенным на рис. 16-2 гаметофитом из Шотландии, возраст которого 400 млн. лет

клубнелуковицы. Наружу он откладывает только паренхиму, а внутрь — своеобразную проводящую ткань из ситовидных элементов, паренхимных клеток и трахеид, соотношение которых варьирует.

В 1984 г. было показано, что некоторые виды полушника из тропических высокогорий имеют уникальное свойство: они получают углерод для фотосинтеза не из атмосферы, а

из осадочного материала. Листья этих растений лишены устьиц, покрыты толстой кутикулой и практически не осуществляют газообмена с атмосферой. У них фотосинтез типа САМ (см. с. 106), как и у некоторых видов полушника, засыхающих в определенное время года.

ОТДЕЛ SPHENOPHYTA

Подобно плауновидным, Sphenophyta (хвощевидные) известны еще из девонского периода, но наибольшего обилия и разнообразия они достигли в палеозое позднее, около 300 млн. лет назад. В позднем девоне и каменноугольном периоде они были представлены каламитами (см. с. 307) — деревьями, достигавшими в высоту 15 м, со стволами иногда более 20 см толщиной. В настоящее время хвощевидные представлены единственным травянистым родом *Equisetum* (хвощ), включающим 15 видов (рис. 17-21).

Виды хвоща широко распространены во влажных или болотистых местах, около рек и вдоль лесных опушек (рис. 17-21). Их легко узнать по явно членистым стеблям и грубой текстуре. Мелкие чешуевидные листья, простые по строению, но, вероятно, являющиеся редуцированными мегафиллами, собраны в узлах мутовками. Ветви, если они имеются, отходят от узлов латерально, чередуясь с листьями. Междоузлия (части стеблей между соседними узлами) имеют ребра (гребни), жесткие из-за отложения кремнезема в эпидермальных клетках. Из-за своей жесткости хвощи использовались для чистки посуды, особенно в эпоху колонизации Америки европейцами, и получили в то время название «камышовых мочалок». Корни придаточные, отходят от узлов корневищ.

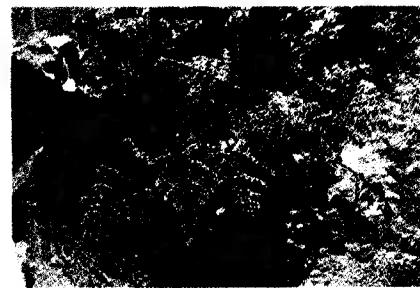
Надземные побеги хвощей, иногда отмирающие в неблагоприятные сезоны, образуются на многолетних разветвлен-



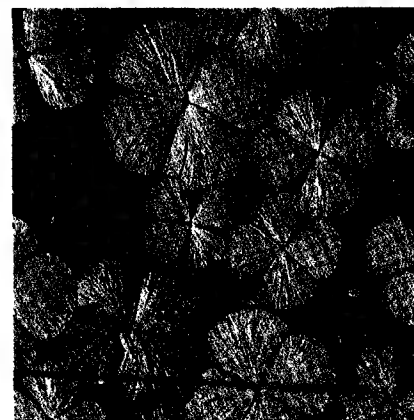
А



Б



В



Г

Рис. 17-25. Разнообразие папоротников. А. *Osmunda cinnamomea*. Б. Древовидный папоротник *Dicksonia squarrosa* из Новой Зеландии. В. Растущий на

известняке вид *Notholaena neglecta*, встречающийся в шт. Техас, Аризона, Нью-Мексико (США). Г. Разноспоровый водный папоротник *Marsilea*

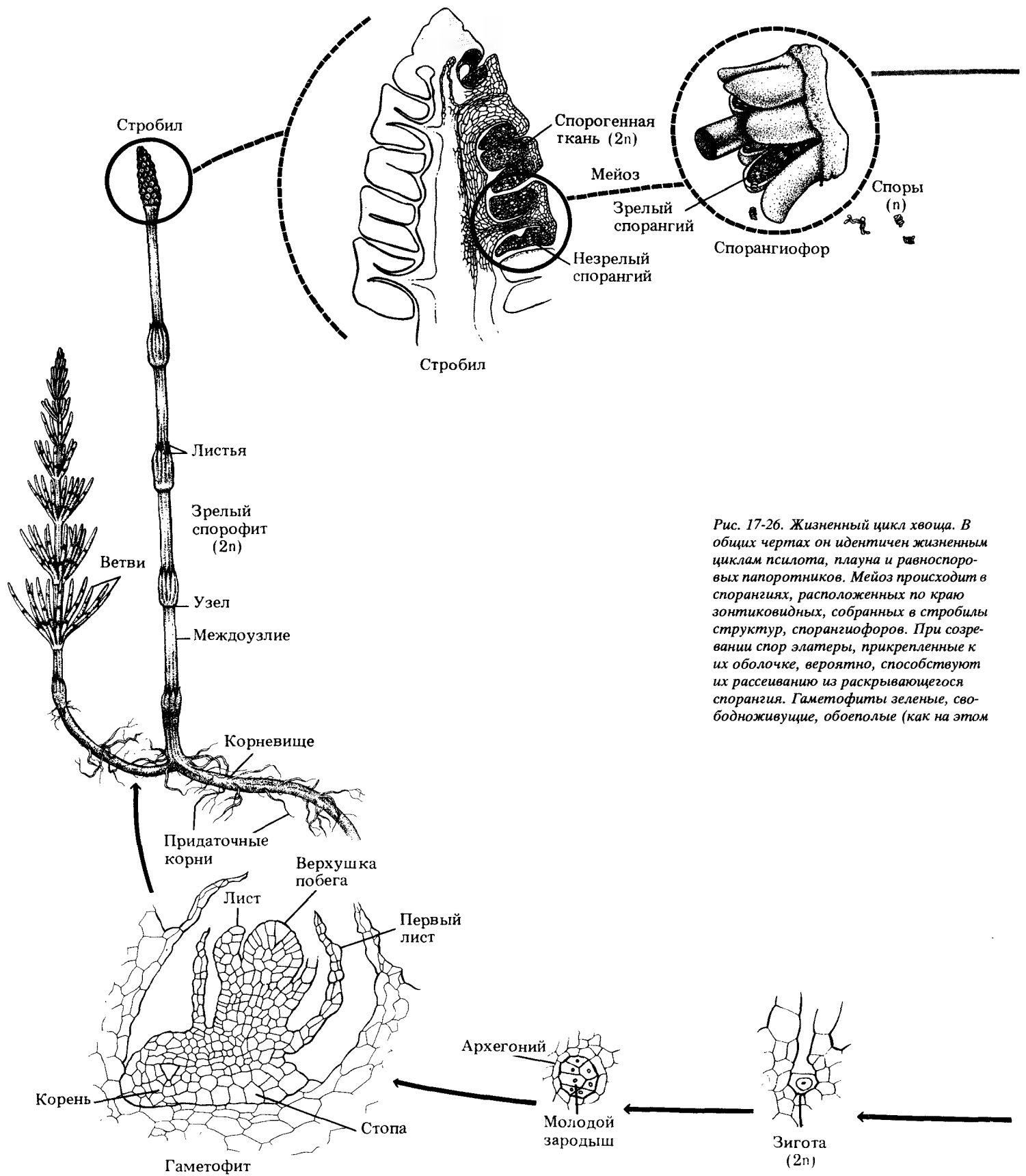
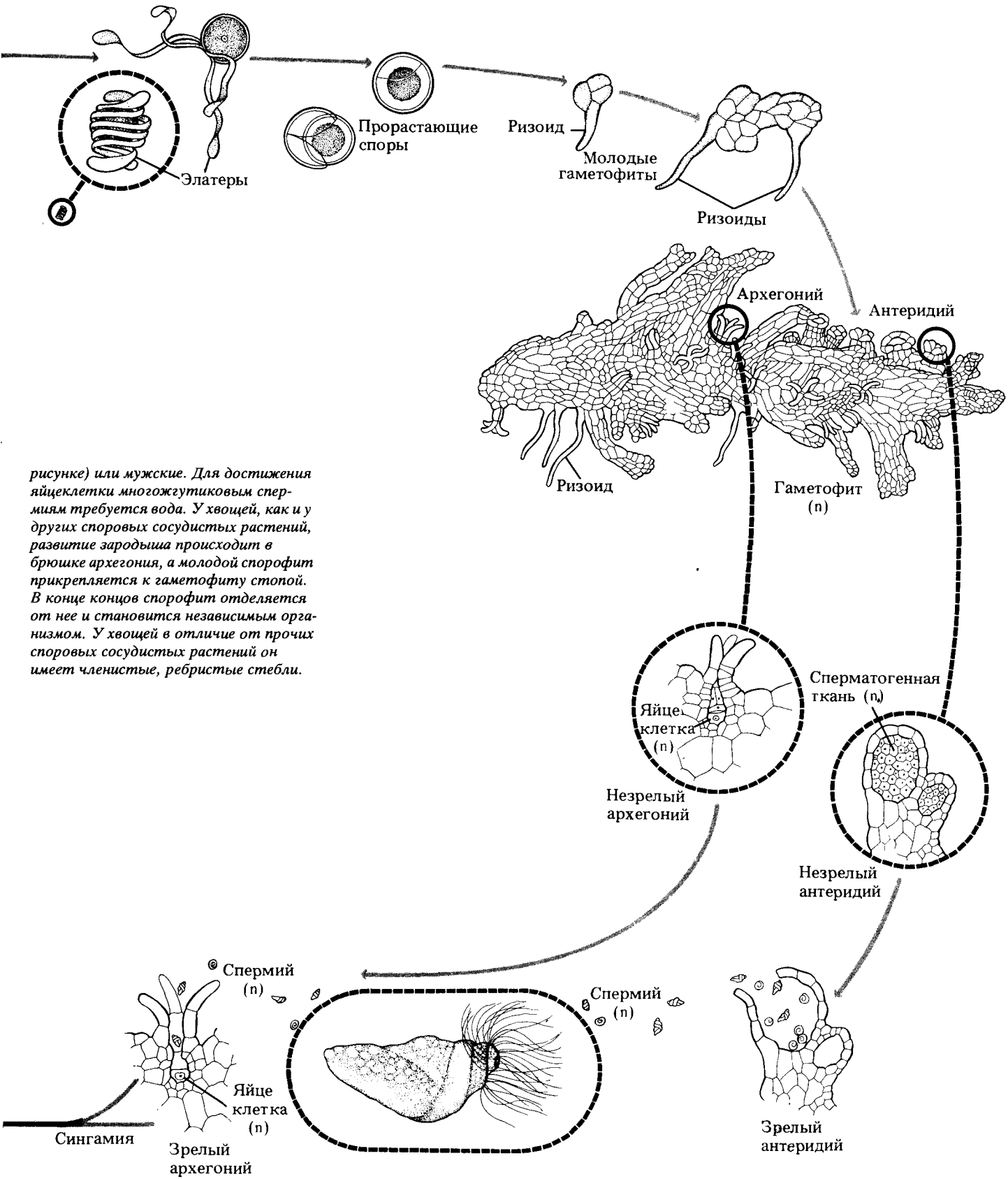


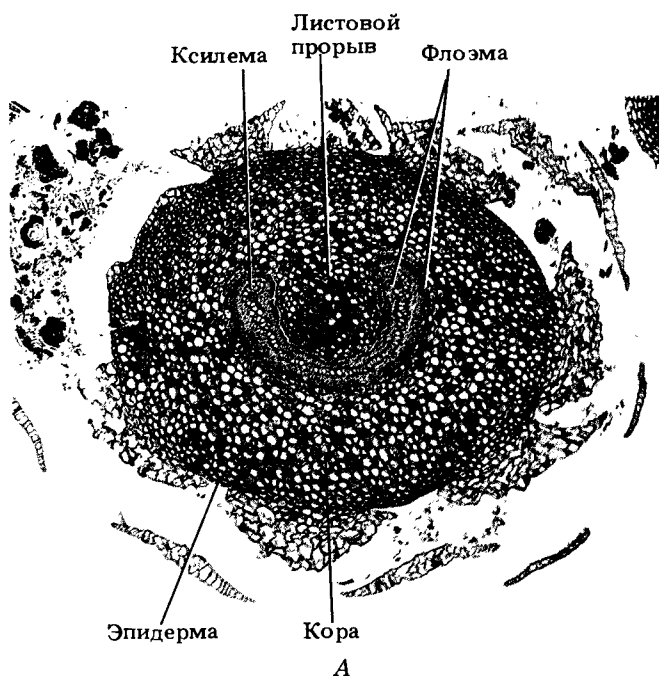
Рис. 17-26. Жизненный цикл хвоща. В общих чертах он идентичен жизненным циклам псилоита, плауна и равноспоровых папоротников. Мейоз происходит в спорангиях, расположенных по краю зонтиковидных, собранных в стробилы структур, спорангиофоров. При созревании спор элатеры, прикрепленные к их оболочке, вероятно, способствуют их рассеиванию из раскрывающегося спорангия. Гаметофиты зеленые, свободноживущие, обоеполые (как на этом

Рис. 17. Жизненный цикл хвощей



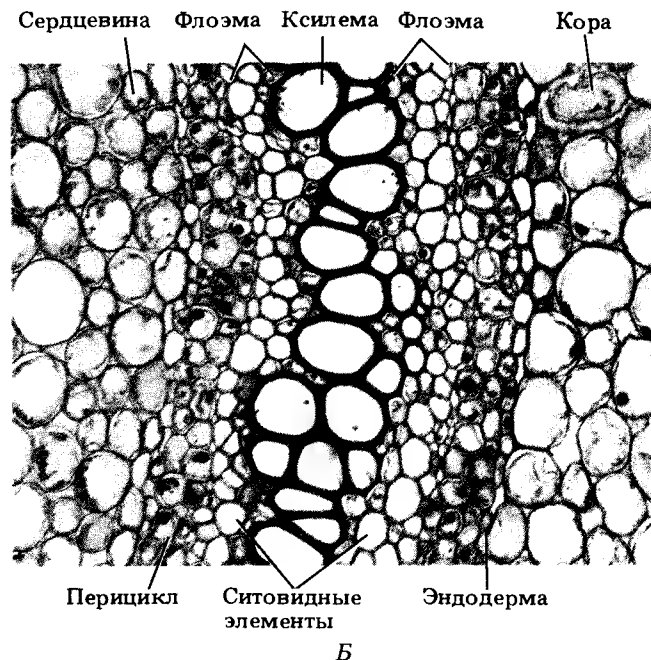
рисунке) или мужские. Для достижения яйцеклетки многожгутиковым спермием требуется вода. У хвощей, как и у других споровых сосудистых растений, развитие зародыша происходит в брюшке архегония, а молодой спорофит прикрепляется к гаметофиту стопой. В конце концов спорофит отделяется от нее и становится независимым организмом. У хвощей в отличие от прочих споровых сосудистых растений он имеет членистые, ребристые стебли.

Рис. 17-27. Анатомическое строение корневищ папоротников. А. *Adiantum*. Поперечный срез корневища; видна сифоностела. Обратите внимание на



широкий листовой прорыв. Б. Поперечный разрез через проводящую зону корневища древовидного папоротника *Dic-*

ksonia. Флоэма состоит главным образом из ситовидных элементов, а ксилема только из трахеид



ных корневищах. Надземный стебель сложен по анатомическому строению (рис. 17-23). В зрелом состоянии полая «сердцевина» междоузлий окружена кольцом более мелких, так называемых каринальных каналов, каждый из которых связан с тяжем первичной ксилемы и первичной флоэмы.

Хвощи равноспоровые растения. Спорангии образуются группами по пять-десять вдоль края мелких зонтиковидных структур, *спорангиофоров* (спорангиеносных веточек), собранных в стробил на верхушке стебля (см. рис. 17-21, А и 17-26). Фертильные стебли некоторых видов содержат мало хлорофилла, резко отличаются от вегетативных стеблей и часто появляются раньше них в начале весны (см. рис. 17-21). У других видов стробилы образуются на концах вегетативных стеблей (см. рис. 10-7, Г). Когда многочисленные споры созревают, спорангии сжимаются и расщепляются вдоль внутренней поверхности, высвобождая их. Элатеры, отходящие от наружного слоя оболочки споры, свернуты спиралью во влажном состоянии и разворачиваются в сухом, что, как полагают, играет определенную роль в рассеивании спор.

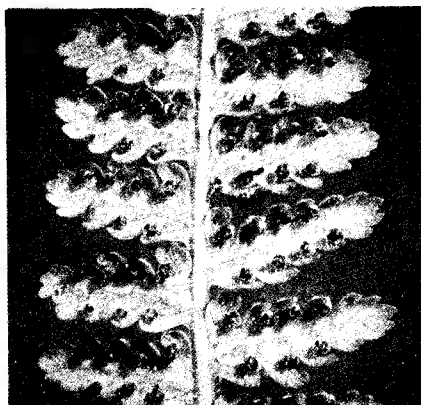
Гаметофиты хвощей зеленые, свободноживущие, большинство из них размером с булавочную головку. Они развиваются главным образом на иле, незадолго перед этим заливавшимся водой и потому богаты питательными веществами. Гаметофиты (рис. 17-24) достигают половой зрелости через 3—5 недель и являются либо обоеполыми, либо мужскими. На обоеполых архегонии развиваются раньше антеридиев, что увеличивает вероятность перекрестного оплодотворения. Спермии многожгутиковые; для достижения яйцеклеток им требуется вода. На одном гаметофите могут быть оплодотворены сразу несколько яйцеклеток, из которых затем развиваются зародыши, т. е. молодые спорофиты.

Жизненный цикл хвощей представлен на рис. 17-26.

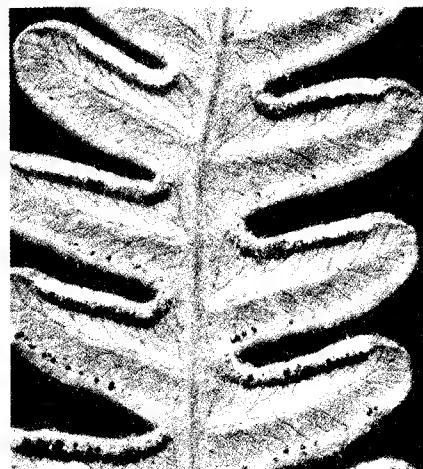


Рис. 17-28. Улиткообразно свернутые листья *Osmunda cinnamomea*. Раньше их употребляли в пищу, однако сейчас имеется серьезное подозрение, что они в какой-то мере ядовиты

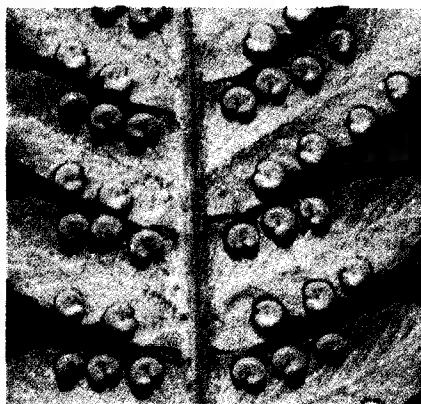
Рис. 17-29. Сорусы — скопления спорангиев на нижней поверхности листьев папоротников. А. У *Dennstaedtia punctilobula* и других видов этого рода сорусы голые. Б. У орляка (*Pteridium aquilinum*), представленного на рисунке, а также у *Adiantum* сорусы расположены вдоль краев листовой пластинки, которые загибаются, прикрывая их. В. У вечнозеленого лесного папоротника *Dryopteris marginalis* сорусы, также находящиеся у краев листовых пластинок, полностью покрыты почковидными индузиями. Г. У *Onoclea sensibilis* спорангии расположены внутри шаровидных долей особых, сильно отличающихся от стерильных листьев. Стенки спорангиев многих папоротников состоят только из одного слоя клеток и имеют специализированные механизмы растрескивания. Однако у некоторых примитивных групп этого отдела их стенки многослойные и разрываются по единственной линии клеток с тонкими оболочками



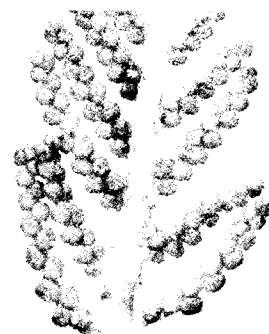
А



Б



В



Г

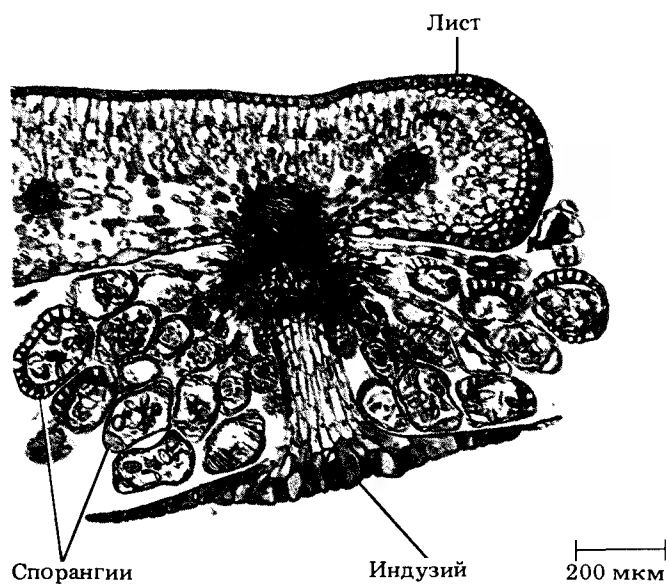


Рис. 17-30. Равноспоровый папоротник *Cyrtodium falcatum*. Поперечный срез листа с сорусом на нижней поверхности. Находящиеся на разных стадиях развития спорангии прикрываются зонтиковидным индузием

ОТДЕЛ РТЕРОПНУТА

Представители этого отдела (папоротниковидные) относительно обильно представлены ископаемыми остатками, начиная с каменноугольного периода (см. приложение к этой главе и рис. 18-1), и дожили до настоящего времени, а некоторые их группы встречались даже в девонском периоде. Около двух третей из приблизительно 12 000 современных видов растут в тропиках, а оставшаяся треть населяет умеренные области земного шара, включая пустынные районы. Папоротниковидные намного превосходят по числу видов все прочие группы современных споровых сосудистых растений.

Представители этого отдела весьма разнообразны по жизненным формам и занимаемым местообитаниям (рис. 17-25). Некоторые из них сильно отличаются от привычных нам папоротников по внешнему виду; например *Salvinia*, водное растение с цельными листьями до 2 см длиной. Более «папоротниковидными» являются плавающие водные виды рода *Azolla* (см. рис. 26-16), играющие важную роль в сельскохозяйственных и природных экосистемах, так как в полостях при основании их листьев поселяются симбиотические азотфиксирующие цианобактерии. Другая крайность — древовидные папоротники (рис. 17-25,Б), например из рода *Cyathea*, среди которых зарегистрированы растения более 24 м высотой с листьями длиной более 5 м. Хотя их стволы могут достигать более 30 см в диаметре, ткани здесь полностью первичные по происхождению. Камбий известен

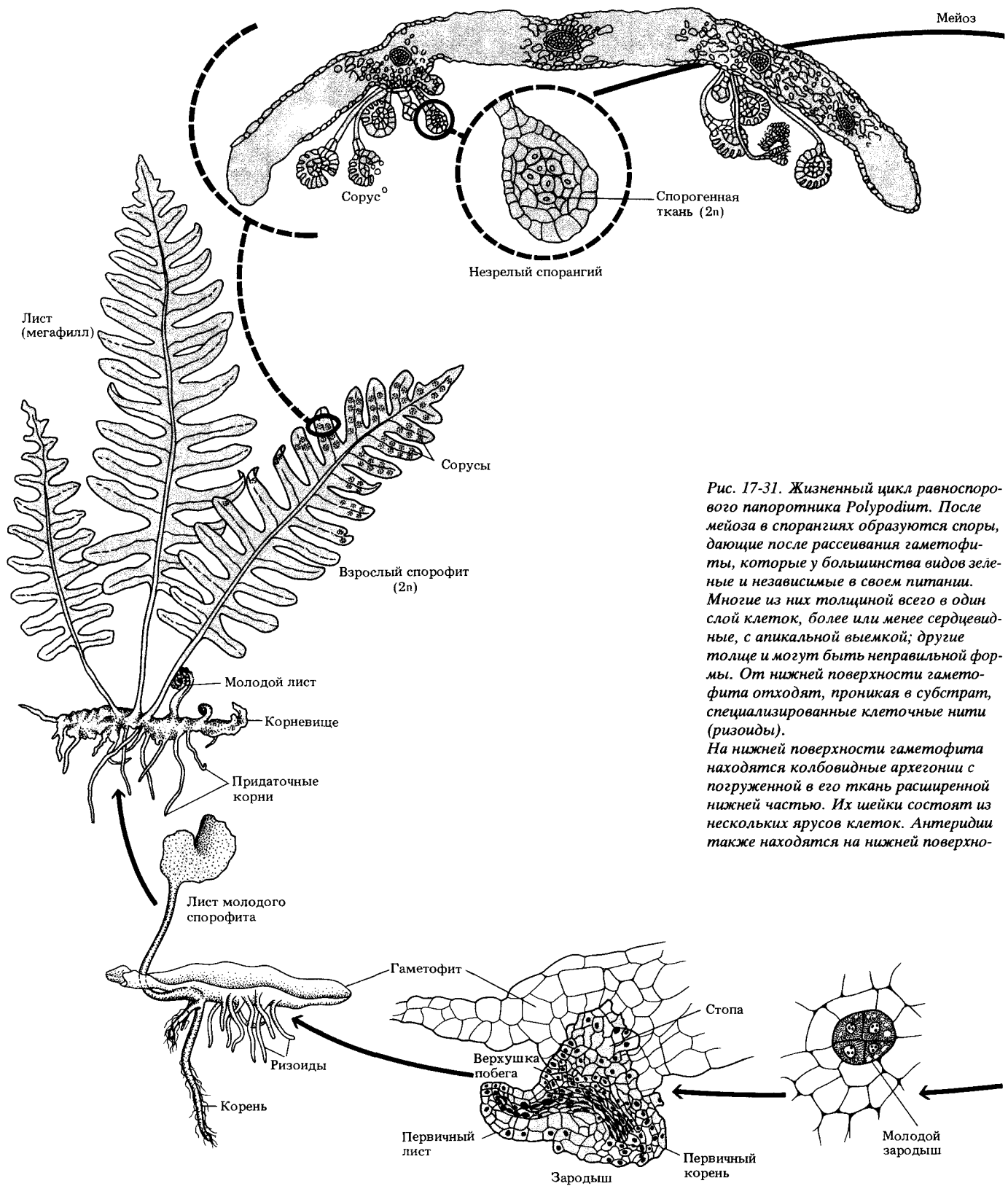
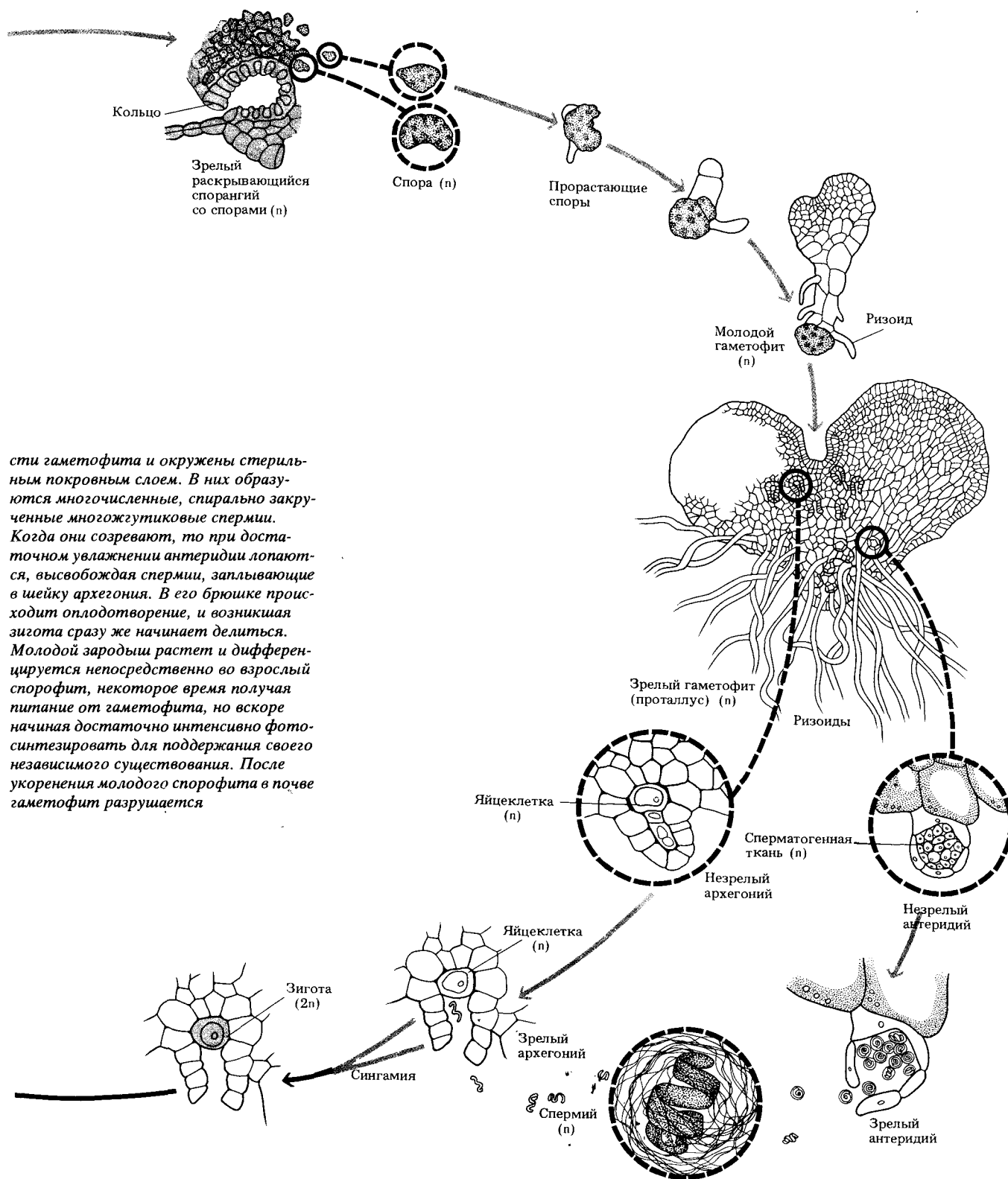


Рис. 17-31. Жизненный цикл равноспорового папоротника *Polypodium*. После мейоза в спорангиях образуются споры, дающие после рассеивания гаметофиты, которые у большинства видов зеленые и независимые в своем питании. Многие из них толщиной всего в один слой клеток, более или менее сердцевидные, с апикальной выемкой; другие толще и могут быть неправильной формы. От нижней поверхности гаметофита отходят, проникая в субстрат, специализированные клеточные нити (ризоиды). На нижней поверхности гаметофита находятся колбовидные архегонии с погруженной в его ткань расширенной нижней частью. Их шейки состоят из нескольких ярусов клеток. Антеридии также находятся на нижней поверхно-



сти гаметофита и окружены стерильным покровным слоем. В них образуются многочисленные, спирально закрученные многожгутиковые спермии. Когда они созревают, то при достаточном увлажнении антеридии лопаются, высвобождая спермии, заплывающие в шейку архегония. В его брюшке происходит оплодотворение, и возникшая зигота сразу же начинает делиться. Молодой зародыш растет и дифференцируется непосредственно во взрослый спорофит, некоторое время получая питание от гаметофита, но вскоре начиная достаточно интенсивно фотосинтезировать для поддержания своего независимого существования. После укоренения молодого спорофита в почве гаметофит разрушается

только у гроздовника (*Botrychium*), относительно мелкого травянистого растения.

Большинство лесных папоротников умеренных областей имеют мясистые, сифоностелические корневища (рис. 17-27), образующие каждый год новые пучки листьев. Корни придаточные, отходят от корневищ у оснований листьев. Листья, или *вайи*, являются мегафиллами и составляют наиболее заметную часть спорофита. Соотношение их поверхности и объема показывает, что это намного более эффективные фотосинтезирующие органы, чем микрофиллы плауновидных. Папоротники — единственные споровые сосудистые растения с мегафиллами. Вайи обычно сложные, т. е. их пластинка разделена на *листочки*, прикрепленные к стержню, *рахису*, продолжающему ножку листа, или черешок. Почти у всех папоротников молодые листья в почке улиткообразно закручены (рис. 17-28), т. е. наблюдается так называемое *свернутое листосложение*. Оно обусловлено тем, что нижняя поверхность вайи на ранней стадии развития растет быстрее, чем верхняя. Это регулируется гормоном ауксином, продуцируемым молодыми листочками на внутренней стороне «улитки».

За исключением нескольких родов, все папоротники равноспоровые. Спорангии располагаются различными способами на нижней поверхности обычных листьев, на видоизмененных вайях или на особых осях (рис. 17-29). Они обычно собраны в кучки, называемые *сорусами*. У многих родов сорусы покрыты особыми выростами листа — покрывальцами, или *индузиями*, которые могут сморщиваться при созревании спорангиев (рис. 17-30). В это время зрелые споры, образовавшиеся из материнских клеток спор в результате мейоза, выбрасываются наружу благодаря резкому разрыву клеток в участке спорангия, называемом *стомием*. Спорангии имеют ножки, и в оболочке каждого из них находится особый слой клеток с неравномерно утолщенной стенкой, *кольцо* (аннулюс). Сжатие кольца вызывает разрыв клеток стомия, а следующее затем его внезапное распрямление — выстреливание спор, напоминающее катапультирование.

Разноспоровость среди современных папоротников известна только у двух специализированных водных групп (см. рис. 17-25, Г); некоторые вымершие папоротниковидные также были разноспоровыми.

Споры большинства равноспоровых папоротников дают начало свободноживущим обоеполюм гаметофитам. Гаметофит начинает свое развитие с крошечной бледно-зеленой, похожей на водоросль цепочки клеток, называемой протонемой. Затем из нее образуется плоская сердцевидная пленчатая структура, *проталлус* (заросток), с многочисленными ризоидами в центре нижней поверхности. Антеридии и архегонии также формируются на его нижней поверхности. Антеридии обычно появляются раньше, главным образом среди ризоидов, а архегонии позднее, вблизи выемки на переднем конце гаметофита. Разница во времени формирования двух типов гаметангиев способствует перекрестному оплодотворению папоротников. Как равноспоровым, так и разноспоровым представителям отдела для передвижения многожгутиковых спермиев к яйцеклеткам требуется вода.

На ранней стадии своего развития зародыш, т. е. молодой спорофит, получает питательные вещества от гаметофита через стопу. Однако он растет очень быстро и вскоре становится независимым организмом. К этому времени гаметофит отмирает.

Жизненный цикл равноспорового папоротника показан на рис. 17-31.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сосудистые растения имеют ксилему и флоэму. Для них свойственно чередование поколений, при котором спорофит является доминирующей и независимой в отношении питания фазой.

Тела многих сосудистых растений целиком состоят из первичных тканей. В настоящее время вторичный рост известен главным образом у семенных растений, хотя наблюдался и у некоторых неродственных ископаемых групп споровых сосудистых форм. Первичные проводящие и связанные с ними основные ткани расположены тремя основными способами: (1) протостела состоит из сплошного тяжа проводящей ткани; (2) в сифоностеле проводящая ткань окружает сердцевину; (3) эвстела представляет собой систему тяжей, расположенных вокруг сердцевины и отделенных друг от друга основной тканью.

Корни развились из подземных частей примитивного тела растений. Листья возникали разными способами. Микрофиллы с единственной жилкой и листовыми следами, не сопровождающимися листовыми прорывами, развились как поверхностные латеральные выросты стебля. Они связаны с протостелами и характерны для плауновидных. Мегафиллы со сложным жилкованием и листовыми прорывами при листовых следах возникли из системы ветвей. Мегафиллы свойственны формам с сифоностелами и эвстелами.

Сосудистые растения бывают равно- или разноспоровыми. Равноспоровые образуют только один тип спор, дающих начало обоеполю гаметофиту. Разноспоровые дают микро- и мегаспоры, которые, прорастая, развиваются соответственно в мужские и женские гаметофиты. Гаметофиты разноспоровых гораздо мельче, чем у равноспоровых. В эволюции сосудистых растений гетероспория возникала несколько раз. При этом существовала длительная непрерывная тенденция к редукции размера и упрощению строения гаметофита, достигшая кульминации у покрытосеменных. Споровые сосудистые растения имеют архегонии и антеридии; первые утрачены почти у всех голосеменных, а у покрытосеменных отсутствуют уже и те и другие.

Сосудистые растения существуют по крайней мере 430 млн. лет. Древнейшие из них, структура которых достаточно подробно изучена, принадлежат к отделу риниофитов. Самые ранние ископаемые остатки этих растений относятся к силурийскому периоду (около 420 млн. лет назад). Риниофиты и другие современные им формы представляли собой простые, дихотомически ветвящиеся оси без корней и листьев. По мере эволюционной специализации возникли морфологические и физиологические различия между различными частями их тела, приведшие к дифференцировке корня, стебля и листа.

Современные споровые сосудистые растения подразделяются на четыре отдела: псилофиты (псилот и тмезиттерис), плауновидные (плаун, селлагинелла и полушник), хвощевидные (хвощ) и папоротниковидные. Большинство этих растений равноспоровые. Гетероспория наблюдается у селлагинеллы, полушника и некоторых водных папоротников.

Жизненные циклы всех споровых в основном сходны и включают чередование гетероморфных поколений с доминирующим свободноживущим спорофитом. Гаметофиты равноспоровых обоеполюе; они образуют антеридии и архегонии и независимы от спорофита в своем питании. У разноспоровых (за исключением нескольких родов разноспоровых

папоротников) однополые, сильно редуцированные в размере гаметофиты питаются за счет запасов, накопленных спорофитом. Все споровые имеют подвижные спермии, для движения которых к яйцеклеткам необходима вода.

Псилотофиты отличаются от прочих современных сосудистых растений отсутствием листьев (за исключением, возможно, тмезиптериса) и корней. Для плауновидных характерны микрофиллы в сочетании с протостелами; представители других отделов имеют мегафиллы, связанные с сифоностелами и эвстелами.

Два из четырех отделов споровых, включающие ныне живущие виды — плауновидные и хвощевидные, — прослеживаются до девонского периода. Среди споровых только папоротники, первые остатки которых имеют каменноугольный возраст, представлены огромным (около 12 000) числом современных видов.

В болотах каменноугольного периода господствовали пять отделов сосудистых растений, в том числе три отдела споровых: плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные. Два других относились к голосеменным — семенным папоротникам и кордаитовым.

ПРИЛОЖЕНИЕ

РАСТЕНИЯ КАМЕННОУГОЛЬНОГО ПЕРИОДА

Количество двуокси углерода, ежегодно вовлекаемой в фотосинтез, составляет 100 млрд. т, около 10% ее общего количества в атмосфере. Примерно столько же CO_2 возвращается в круговорот за счет биологического окисления; разница составляет всего 0,01%. Этот незначительный дисбаланс вызван захоронением организмов в иле и осадочных породах в условиях отсутствия кислорода и неполного разложения. Накопление частично разложившихся растительных остатков происходит в виде торфа (см. с. 277), который иногда перекрывается осадками и, таким образом, попадает в условия повышенного давления. В зависимости от времени, температуры и других факторов он может спрессоваться в уголь — один из видов так называемого ископаемого топлива.

В определенные периоды истории Земли скорость образования ископаемого топлива была выше, чем в другие. Одной из таких эпох был каменноугольный период (карбон) 360 — 286 млн. лет назад (см. рис. 17-9 и 18-1). На планете господствовали низменности, покрытые мелководными морями и болотами, причем там, где сейчас находятся умеренные области Европы и Северной Америки, существовали благоприятные условия для круглогодичного развития растений. Климат этих областей был тропическим и субтропическим; экватор в то время пересекал Аппалачи, проходя через Северную Европу и Украину. В болотистых ландшафтах преобладали пять групп сосудистых растений, в том числе три отдела споровых: плауновидные, хвощевидные (каламиды) и папоротники. Две другие группы были представлены голосеменными — семенными папоротниками (*Pteridospermales*) и кордаитовыми (*Cordaitales*).

Древовидные ликофиты

На протяжении двух третей «эпохи углеобразования» в позднем карбоне (пенсильванское время) на планете домини-

ровали древовидные ликофиты, большинство которых достигало в высоту 10—35 м и отличалось слабым ветвлением (рис. А). После того как растение достигало более половины максимальной высоты, его ствол последовательно дихотомически ветвился, образуя все более тонкие побеги, пока, наконец, ткани на их концах не теряли способность к дальнейшему росту. Ветви несли длинные микрофиллы. Опорную функцию у древовидных ликофитов выполняла массивная перидерма, окружавшая относительно небольшую по объему ксилему. Поскольку их корневая система была поверхностной, эти высокие болотные растения, вероятно, легко вываливались ветром.

Подобно селлагинелле и полушнику, древовидные ликофиты были разнотелыми и формировали собранные в «шишки» спорофиллы. У некоторых из них известны семяподобные структуры.

Так как к концу каменноугольного периода болота начали пересыхать в связи с изменением климата Евразии, древовидные ликофиты очень быстро (в геологическом смысле) исчезли. Одновременно с ними существовали травянистые плауновидные, сходные с плаунами и селлагинеллами, некоторые представители которых сохранились до наших дней, дав четыре современных рода этого отдела.

Каламиты

Каламиты, или гигантские хвощи, были древовидными растениями, достигавшими в высоту более 18 м (см. рис. 18-1). Как и у современных хвощей, тело каламитов состояло из разветвленной надземной части и подземного корневища. Листья и ветви также были собраны в узлах мутовками, а стебли, при удивительном структурном сходстве, отличались только наличием вторичной ксилемы, которая и была основной причиной их большого диаметра (до 1/3 м). Каламиты, насчитывающие несколько родов, сейчас считаются представителями того же порядка, что и современный род *Equisetum*.

Фертильные придатки, или спорангиофоры, каламитов были собраны в «шишки». Большинство их являлось равноспоровыми растениями, но некоторые были разнотелыми. В отличие от большинства древовидных ликофитов каламиты пережили каменноугольный период и были обильно представлены в пермский.

Папоротники

Считается, что многие известные ископаемые папоротники принадлежат к тем же семействам, что и современные примитивные представители этого отдела. В «эпоху папоротников» в позднем карбоне доминировали их древовидные роды, например *Psaronius*. Достигая 8 м в высоту, это растение имело стелу, увеличивающуюся в объеме в направлении к верхушке; внизу стела была окружена придаточными корнями, игравшими главную роль в опоре растения. Стебель заканчивался пучком крупных перистосложных листьев (см. рис. 18-1).

Семенные растения

Семенные папоротники и кордаиты — еще две группы растений, господствовавших на равнинах Евразии. Остатки первых обычны в породах карбонового возраста (рис. Б). Их крупные перистосложные листья настолько похожи на вайи папоротников, что долгое время их и считали таковыми.



А

А. Одним из доминирующих деревьев позднего карбона был представитель плауновидных *Lepidodendron*, отдельные экземпляры которого достигали более 40 м в высоту



Б

Б. Одни из наиболее интересных голосеменных — семенные папоротники, обширная группа примитивных растений, появившихся в позднем девоне и процветавших в течение почти 125 млн. лет. Остатки этих удивительных растений часто встречаются в отложениях каменноугольного периода и известны палеоботаникам уже более ста лет. Вегетативными частями они так напоминают папоротники, что их длительное время и причисляли к последним. На рисунке показана реконструкция каменноугольного семенного папоротника *Medullosa poei* высотой около 5 м



В

В. Верхушка молодой ветви примитивного хвойного *Cordaites* с длинными ремневидными листьями и «шишками».

Однако в 1905 г. Оливер (F. W. Oliver) и Скотт (D. H. Scott) продемонстрировали, что у этих растений формировались семена, т. е. они являлись голосеменными. Многие их виды были мелкими, кустарниковыми или лазающими, другие — настоящими высокими деревьями. Листья, находившиеся на верхушке стебля или ствола, несли микроспорангии и семена. Эти растения дожили до начала мезозойской эры. Предполагалось, что они имели общего предка с папоротниками, но на рис. 17-7 показана более вероятная гипотеза их взаимосвязей.

Кордаитовые были широко распространены в каменноугольном периоде как в болотах, так и в более сухих местобитаниях. Хотя некоторые их виды относились к кустарникам, в этом порядке много и высоких (15—30 м), сильно ветвящихся деревьев, которые образовывали протяженные леса. Длинные (до 1 м) ремневидные листья располагались спирально на концах самых молодых ветвей (рис. В). В центре стебля находилась объемистая сердцевина, а камбий образовывал сплошной цилиндр вторичной ксилемы. Корневая система в основании растения также содержала вторичную ксилему. Стробилы, дающие пыльцу, и шишковидные, образующие семена структуры располагались на разных ветках. Кордаитовые в изобилии росли и на протяжении более сухого и холодного пермского периода (286—248 млн. лет назад), сменившего каменноугольный.

Заключение

Господствовавшие в Евразии в каменноугольный период плауновидные деревья, тропические болотные растения-углеобразователи, вымерли незадолго до пермского периода, времени увеличившейся засухи в тропиках и обширного оледенения в полярных и умеренных областях. Продолжали процветать и дожили до сегодняшнего дня только травянистые родственники каменноугольных древовидных хвощевых, ликофитов, а также некоторые семейства появившихся тогда же папоротников. Семенные папоротники и кордаитовые в конце концов исчезли. Только одна группа каменноугольных голосеменных — хвойные (в то время не доминировавшая) — сохранилась и продолжала давать новые жизненные формы в течение пермского периода. Современные хвойные подробно рассматриваются наряду с другими семенными растениями в гл. 18.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Banks, Harlan P. : Evolution and Plants of the Past. Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif, 1970.

Введение в эволюцию растений, реконструированную по ископаемым остаткам.

Bierhorst, Davis W.: Morphology of Vascular Plants. The Macmillan Company, New York, 1971.

Подробное, обильно иллюстрированное исследование по морфологии сосудистых растений.

Doyle, William T.: The Biology of Higher Cryptogams. The Macmillan Company, New York, 1970.

Краткий очерк по биологии моховидных и споровых сосудистых растений с особым упором на их развитие и эволюционные взаимосвязи.

Esau, Katherine: Plant Anatomy, 2nd ed., John Wiley & Sons, Inc. New York, 1965.

(Имеется перевод: Эсау К., Анатомия растений. — М.: Мир, 1969.) Типичная работа в этой области; хорошо иллюстрированная книга, рассматривающая все аспекты проблемы.

Esau, Katherine: Anatomy of Seed Plants, 2nd ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1977.

(Имеется перевод: Эсау К., Анатомия семенных растений, т. 1, 2. — М.: Мир, 1980.)

Более краткая, чем предыдущая, книга; отличный учебник и справочник.

Fahn, Abraham: Plant Anatomy, 3rd ed., Pergamon Press, Inc., Elmsford, N. Y., 1982.

Прекрасно иллюстрированный современный учебник, рассматривающий все аспекты анатомии растений.

Foster, Adriance S., Gifford, Ernest M.: Comparative Morphology of Vascular Plants, 2nd ed., W. H. Freeman and Company, New York, 1974.

Прекрасно составленный общий обзор сосудистых растений, освещающий многие теоретические вопросы.

Gensel, Patricia G., Andrews, Henry N.: Plant Life in the Devonian, Praeger Publishers, New York, 1984.

Эта основанная на последних данных книга обобщает все, что известно о древнейших сосудистых растениях эпохи их наиболее активной эволюции.

Milne, David, et al. (Eds.): The Evolution of Complex and Higher Organisms, NASA Special Publication 478, U.S. Government Printing Office, 1985.

Краткий обзор эволюции многоклеточных организмов на Земле, включающий последние данные по истории ископаемых растений.

Radford, Albert E. et al.: Vascular Plant systematics, Harper and Row, Publishers, Inc., New York, 1974.

Полезный справочник, включающий словари, методики, библиографию, указатели и обсуждение всех аспектов систематики растений; научное исследование многообразия растений и взаимосвязей между ними.

Stewart, Wilson N.: Paleobotany and the Evolution of Plants, Cambridge University Press, New York, 1983.

Превосходный, хорошо иллюстрированный обзор всех групп ископаемых растений.

Taylor, Thomas N.: Paleobotany: an Introduction to Fossil Plant Biology, McGraw-Hill Book Company, New York, 1981.

Легко читающийся современный обзор как традиционных палеоботанических сведений, так и новых открытий в этой области.

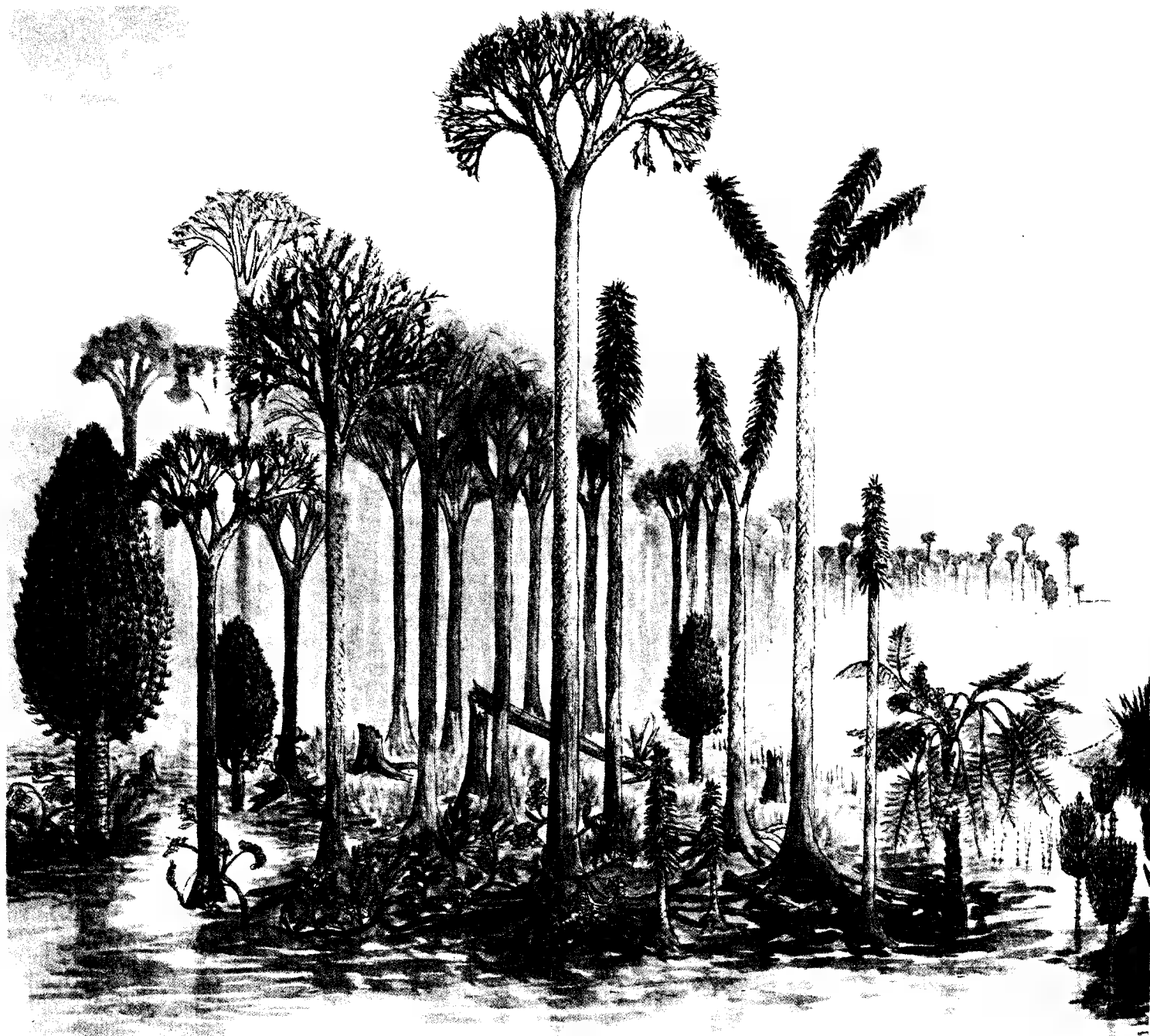


Рис. 18-1. Реконструкция верхнекарбонного заболоченного леса с господством древовидных ликофитов лепидодендронов (образуют верхний ярус древостоя в левой части рисунка). В молодости они неразветвленные (напоминают ершики для мытья бутылок),

затем слабо и наконец сильно ветвятся, создавая лесной полог. На возвышенном участке (в правой части рисунка) видна сигиллярия (*Sigillaria*) — ликофит, приспособленный к более сухим условиям (дерево с пучками длинных листьев). Каламиты (гигантские хвощи, изобра-

женные с левого края и на переднем плане в центре) и древовидные папоротники рода *Psaronius* (со стволами, суживающимися кверху; с правого края) — также споровые сосудистые растения. Довольно много и семенных растений, среди которых медуллоза (*Medullosa*),



семенной папоротник с вильчато разделенными вайями (в центре и с правого края) и кордаиты, представленные как мангровидными формами с погруженными в воду корнями (справа внизу), так и высокими деревьями (справа в верхнем ярусе)

Одним из важнейших новоприобретений в эволюции сосудистых растений было семя. Оно является, вероятно, одним из факторов, определивших господство семенных растений в современной флоре — господство, постепенно усилившееся на протяжении нескольких миллионов лет (рис. 18-1). Причина этого проста: семя способствует выживанию.

Все семенные растения разноспоровые, и их крайне редуцированный мегагаметофит заключен внутри мегаспоры. Та в свою очередь находится в мясистом мегаспорангии, называемом здесь *нуцеллусом*. В отличие от бессеменных разноспоровых растений он покрыт одним или двумя дополнительными слоями ткани, *интегументами*. Они полностью заключают в себя мегаспорангий, оставляя лишь отверстие (*микрופиле*) на его верхушке. Нуцеллус и интегумент(ы) вместе называются *семязачатком* (рис. 18-2).

После оплодотворения интегументы превращаются в *семенную кожуру*, и формируется семя. Другими словами, оно развивается из семязачатка, и его часто называют зрелым семязачатком. У большинства современных семенных растений зародыш, или молодой спорофит, формируется внутри семени до его опадания, однако у многих древних представителей этой группы (см., например, рис. 18-2 — 18-4) семена опадали, вероятно, до развития зародыша. Возможно, первый способ обеспечивает лучшее выживание в холодных и суровых условиях, а пермский период, когда возникли хвойные, саговниковые и гинкговые, несомненно, был временем климатических крайностей. Кроме зародыша и кожуры, у всех семян имеется запас питательных веществ, что еще больше увеличивает шансы молодого растения на выживание.

Древнейшие из известных семян относятся к позднему девону (около 360 млн. лет назад) (рис. 18-3). В следующие 50 млн. лет появилось множество семенных растений, в частности семенные папоротники, кордаитовые и хвойные (рис. 18-4). Первые сосудистые растения, включая три вымерших отдела, описанных в гл. 17, были по сравнению со своими семенными потомками распространены очень широко. Объясняется это тем, что семена не рассеиваются на такие большие расстояния, как споры. С появлением семенных форм флоры, т. е. совокупности видов в определенных областях планеты, стали сильнее отличаться друг от друга.

Семенные растения (все они имеют мегафиллы) включают пять отделов с ныне живущими представителями: саговниковые (Cycadophyta), гинкговые (Ginkgophyta), хвойные (Coniferophyta), гнетовые (Gnetophyta) и цветковые (Anthophyta). Прежде чем рассмотреть их, мы кратко остановимся на еще одной группе бессеменных сосудистых — прогимноспермах, известных только в ископаемом состоянии. Они обсуждаются здесь, а не в гл. 17, так как являются вероятными предками голосеменных.

Покрытосеменные, или цветковые, в настоящее время господствующая группа сосудистых растений, достоверно известны начиная с раннего мела (примерно 127 млн. лет назад). Их эволюция рассматривается и сравнивается с эволюцией голосеменных в гл. 29. Хотя покрытосеменные

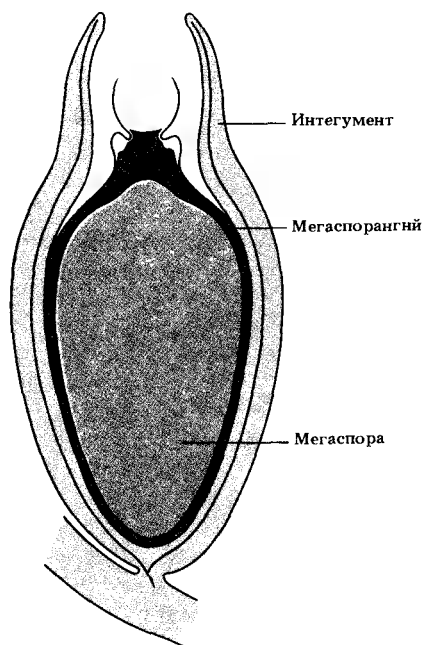


Рис. 18-2. Разрез семязачатка *Eurystoma angulare*, показывающий взаимное расположение интегумента, мегаспорангия (нуцеллуса) и мегаспоры. Оплодотворение приводит к превращению семязачатков в семена; другими словами, семена — оплодотворенные зрелые семязачатки

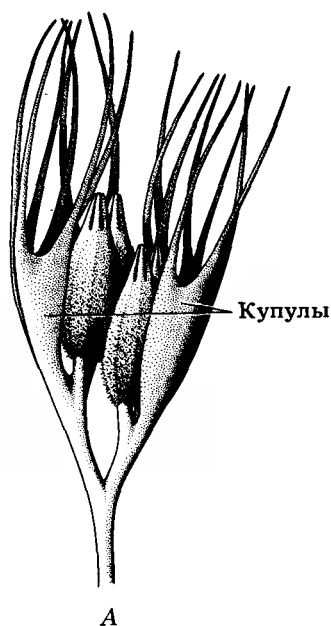
должны быть несколько древнее, чем дошедшие до нас их ископаемые остатки, все же в ходе разносторонней эволюции сосудистых растений они возникли сравнительно недавно.

ПРОГИМНОСПЕРМЫ

В позднем палеозое существовала группа растений, называемых прогимноспермами, промежуточная по своим признакам между тримерофитами и голосеменными. Хотя прогимноспермы размножались свободно рассеиваемыми спорами, у них была вторичная ксилема, очень сходная с присутствующей у голосеменных (рис. 18-5). От всех девонских деревьев они отличались также образованием вторичной флоэмы. Прогимноспермы и палеозойские папоротники, вероятно, являются потомками более древних тримерофитов (см. рис. 17-8, В), от которых они отличались главным образом более сложным ветвлением и соответственно более развитыми проводящими системами. Возможно также, что папоротники произошли от прогимноспермов. Так как тримерофиты дали начало последним, а папоротники возникли от одной из этих групп, вопрос только во времени появления папоротников.

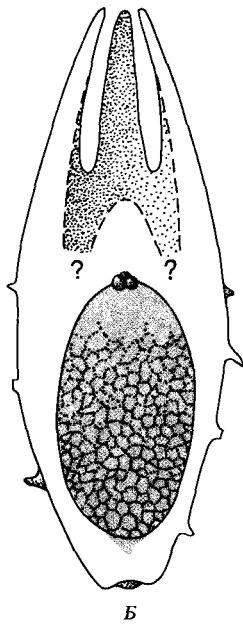
Наиболее важное прогрессивное отличие прогимноспермов от тримерофитов — присутствие бифациального камбия, т. е. камбия, образующего вторичные ксилему и флоэму. Такой его тип характерен для семенных и, по-видимому, впервые появился именно у прогимноспермов.

Некоторые из представителей этого отдела (группа аневрофитона), жившие в девонский период (примерно 360 — 380 млн. лет назад), характеризовались трехмерным ветвлением



А

Рис. 18-3. А. Реконструкция фертильной ветви позднедевонского растения *Archeosperma arnoldii* с семяподобными структурами. Купулы — бокаловидные образования, частично заключавшие в



Б

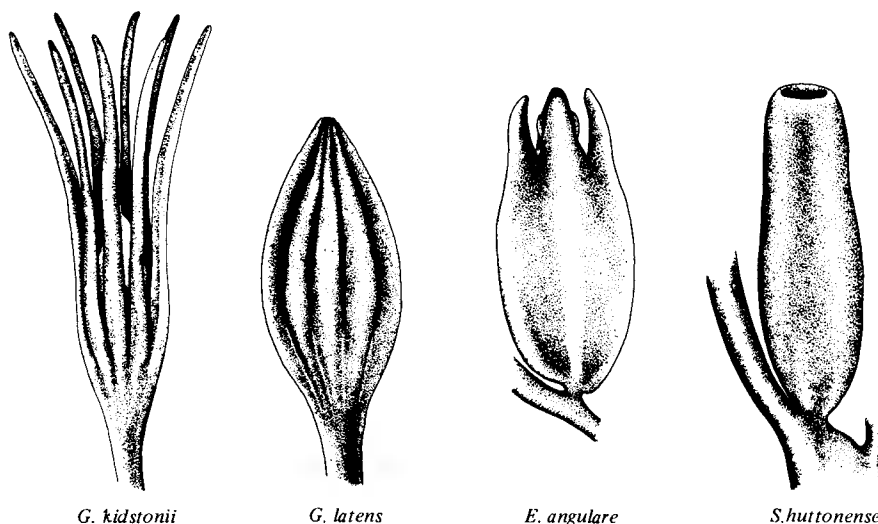
себе мегаспорангии, располагались парами; в каждой купуле находились два колбовидных семени длиной около 4 мм с разделенными на лопасти верхушками. Б. Схема расположения мегаспоры в



В

семени. В. Мегаспора, извлеченная из семени путем мацерации. Эта ископаемая находка из Пенсильвании — древнейшее из известных семян (возраст 360 млн. лет)

Рис. 18-4. Семяподобные структуры нескольких палеозойских растений, позволяющие проследить эволюцию семян. У *Genotosperma kidstonii* (genosperm — по-гречески «становиться», а sperma — «семя») нуцеллус был окружен 8—11 отдельными пальцевидными выростами, отходящими от основания мегаспорангия. Интегументов еще не было. У *Genotosperma latens* интегументарные лопасти срослись примерно на треть длины, образуя простой покров семени. У *Eurystoma angulare* слияние почти полное, а у *Stamnostoma huttonense* оно уже завершилось



(рис. 18-6) и имели протостелы. По своему строению они были похожи на некоторые древние семенные папоротники, что дало некоторым палеоботаникам основание считать системы ветвей этих растений возможными предшественниками вайеподобных листьев последних.

Другая крупная группа прогимноспермов — археоптерисовые — также появилась в девоне (около 370 млн. лет назад) и вымерла в раннем карбоне, около 340 млн. лет назад (рис. 18-7). Она считается более продвинутой, так как латеральные системы ветвей здесь были сплюснуты в одной плоскости и несли пластинчатые структуры, своего рода листья (рис. 18-8). Эти облиственные ветви сходны у них с побегами древних хвойных. Более крупные ветви археоптерисовых имели сердцевину. Большинство прогимноспермов были равноспоровыми, но у некоторых видов *Archaeopteris* обнаружена разносторонность.

Ископаемые стволы археоптериса (*Archaeopteris*) достигают более метра в диаметре и до 10 м в длину, т. е. по крайней мере некоторые виды этой группы были крупными деревьями. Пространственное распределение находок наводит на мысль о доминировании археоптериса в обширных лесах некоторых областей. Как видно по реконструкции на

рис. 18-7, своим ветвлением он мог напоминать хвойные, однако это только предположение.

Морфологические данные, накопившиеся за несколько последних десятилетий, вполне подтверждают мнение об эволюции голосеменных от прогимноспермов по мере развития семени. Однако невозможно с уверенностью сказать, возникало оно в этой эволюционной линии один раз или несколько. Не ясно также, от какой группы (или групп) прогимноспермов произошли голосеменные.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Существуют четыре отдела голосеменных с современными представителями: Cycadophyta (саговниковые), Ginkgophyta (гинкговые), Coniferophyta (хвойные) и Gnetaophyta (гнетовые). Название всей группы указывает на одну из важнейших характеристик всех семенных, за исключением цветковых: семязачатки и семена «голые», т. е. расположены открыто на поверхности спорофиллов или аналогичных структур. Четыре отдела, возможно, отражают определенные стадии эволюционного развития, достигнутые различными потомками прогимноспермов.

Рис. 18-5. Радиальный разрез вторичной ксилемы, или древесины, представителя прогимноспермов *Callixylon newberryi*. Эта ископаемая древесина с правильными рядами трахейд с порами удивительно похожа на древесину некоторых голосеменных

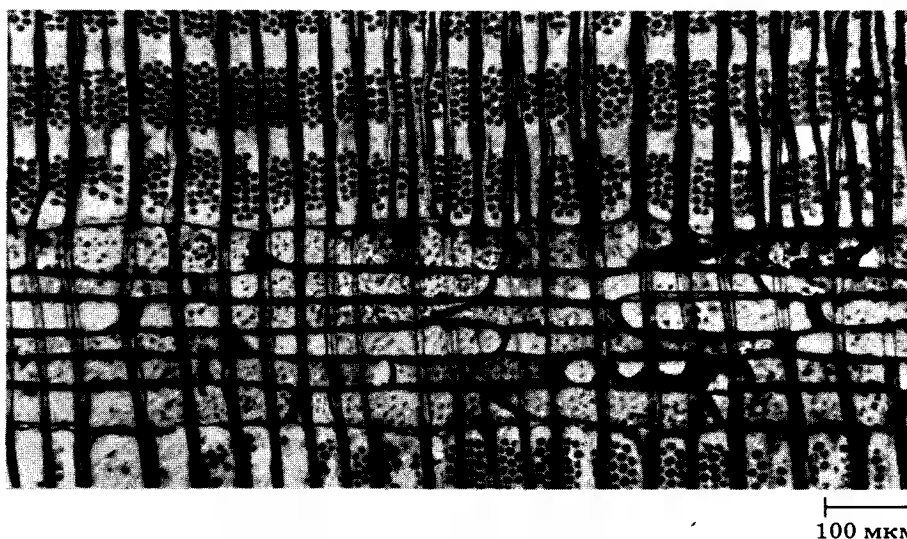
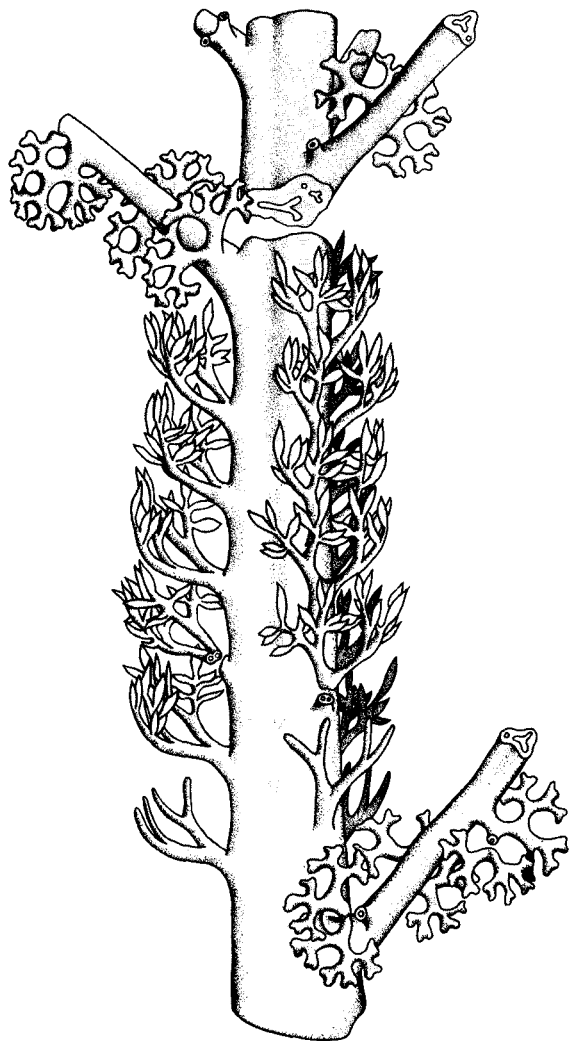


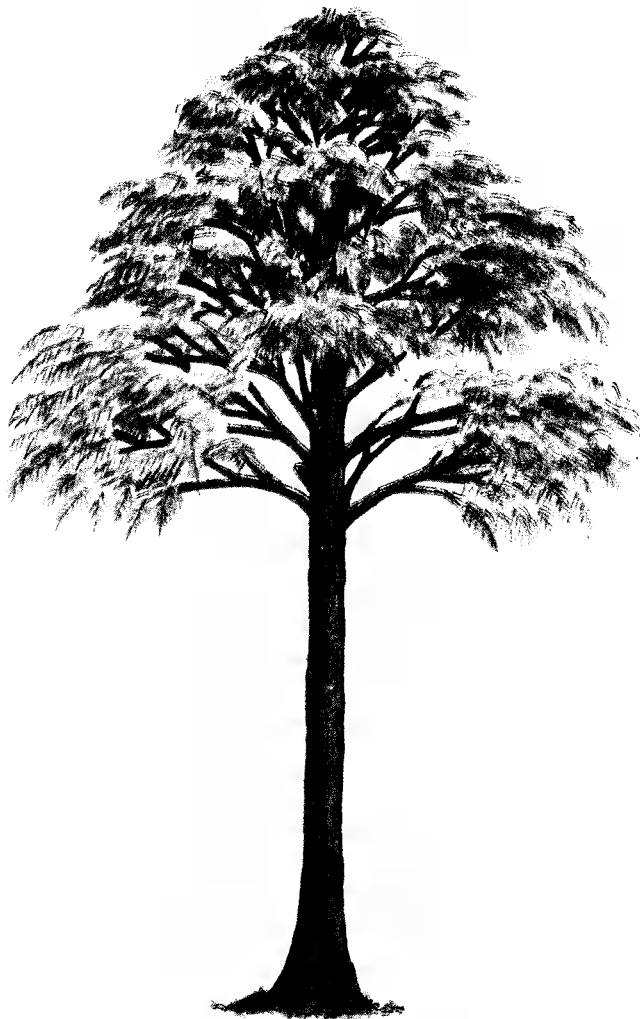
Рис. 18-6. Реконструкция ветвления *Triloboxylon ashlandicum*, представителя прогимноспермов из группы аневрофитона (*Aneurophyton*). Главная ось несет вегетативные ветви (на рисунке вверх и вниз), а между ними системы осей со спорангиями



За несколькими исключениями, каждый женский гаметофит голосеменных образует несколько архегониев. В результате может быть оплодотворено несколько яйцеклеток, и в одном семязачатке иногда начинают развиваться несколько зародышей. Это явление называется *полиэмбрионией*. В большинстве случаев выживает только один зародыш; лишь немногие полностью развитые семена отклоняются от этого правила.

Чтобы подвижные, снабженные жгутиками спермии споровых сосудистых растений могли достичь яйцеклеток и оплодотворить их, необходима вода. У голосеменных она для этого не нужна. Их не до конца развитый мужской гаметофит, *пыльцевое зерно*, переносится целиком (обычно пассивно, с помощью ветра) к женскому гаметофиту, находящемуся внутри семязачатка. Этот процесс называется *опылением*. Затем мужской гаметофит образует вырост, *пыльцевую трубку*. У хвойных и гнетовых сами спермии неподвижны, и эти трубки доставляют их прямо к архегониям. У саговнико-

Рис. 18-7. Реконструкция археоптериса из прогимноспермов, ископаемые остатки которого часто встречаются на востоке Северной Америки. Виды этого рода достигали в высоту более 20 м, и некоторые из них, по-видимому, образовывали целые леса



вых и у гинкговых спермии многожгутиковые, и их пыльцевые трубки, по-видимому, функционируют как гаустории (аналогичные гаусториям паразитических грибов), проникающие в семязачатки и поглощающие из них питательные вещества. Пыльцевая трубка может несколько месяцев расти в ткани нуцеллуса, или мегаспорангия, пока достигнет полости над женским гаметофитом, после чего лопается, выпуская в нее два спермия. Спермии плывут к архегонии, и один из них оплодотворяет яйцеклетку. С развитием переносимой спермией пыльцевой трубки размножение сосудистых растений перестало зависеть от присутствия жидкой воды, необходимой для оплодотворения всем споровым.

Хвойные

Эта группа, намного превосходящая по численности и распространению другие отделы современных голосеменных, включает около 50 родов с примерно 550 видами, в том числе

Рис. 18-8. Реконструкция вайеподобной системы боковых ветвей *Archaeopteris tasilepta* из прогимноспермов. На ветвях первого порядка в средней части видны фертильные листья с созревающими спорангиями



самое высокое сосудистое растение — секвойю вечнозеленую (*Sequoia sempervirens*), растущую на побережье Калифорнии и юго-западе Орегона (см. рис. 31-1), которая достигает 117 м в высоту при диаметре ствола более 11 м. Хвойные, к которым принадлежат также сосны, пихты и ели, имеют большое хозяйственное значение; их высокоствольные леса — одно из основных богатств обширных областей севера умеренной зоны. В начале третичного периода некоторые роды этого отдела были распространены шире, чем сейчас, и господствовали на огромных пространствах всех континентов Северного полушария.

История хвойных начинается по крайней мере в позднем карбоне, около 290 млн. лет назад; их примитивными представителями были жившие в то время кордаитовые (см. приложение к гл. 17). Листья современных хвойных имеют много черт, свидетельствующих об их засухоустойчивости, что может быть связано с формированием разнообразия этого отдела на протяжении относительно сухого и холод-

ного пермского периода (286—248 млн. лет назад). В то время повсеместное возрастание аридности, вероятно, благоприятствовало такого рода структурным адаптациям.

Сосны

Сосны (род *Pinus*) — наверное, самые известные из голосеменных (рис. 18-9); они доминируют на огромных площадях Северной Америки и Евразии и широко культивируются даже в Южном полушарии. Около 90 их видов характеризуются уникальным среди современных голосеменных расположением. Листья сосен игловидные. У проростков они располагаются спирально и появляются на стеблях по одному (рис. 18-10). Через год или два у сосны начинают появляться пучки длинных игл (хвоинок), каждый из которых содержит строго определенное их число (от одного до восьми в зависимости от вида). Эти пучки, одетые у основания рядами коротких чешуевидных листьев, представляют собой укороченные побеги, у которых подавлена активность апикальной меристемы (рис. 18-11). Таким образом, пучок хвоинок у сосны в морфологическом отношении является *детерминированной* (ограниченной в росте) веткой. При необычных условиях его апикальная меристема может возобновить свою активность и дать новый побег с неограниченным (*недетерминированным*) ростом, способный иногда образовать корни, вырастая в целое дерево (рис. 18-12).

Листья сосен, как и у многих других хвойных, прекрасно приспособлены к произрастанию в аридных условиях (рис. 18-13). Их эпидерма покрыта толстой кутикулой, под которой компактно располагаются один или более слоев толстостенных клеток — гиподерма. Устьица погружены в углубления на поверхности листьев. Мезофилл, или основная ткань листа, состоит из паренхимных клеток с извилистыми стенками, причем выступы на поверхности одной клетки заходят в углубления другой. Обычно мезофилл пронизан двумя или более смоляными ходами. В центре листа один или два расположенных рядом проводящих пучка окружены трансфузионной тканью, состоящей из живых паренхимных клеток и коротких мертвых трахеид. Полагают, что эта ткань обеспечивает обмен веществами между мезофиллом и пучками. Она окружена эндодермой, так что не находится в прямом контакте с мезофиллом.

Большинство сосен не меняет свою хвою 2—4 года, и общий фотосинтетический баланс растения зависит от состояния всех образовавшихся за несколько лет хвоинок. У сосны остистой (*Pinus longaeva*), самого долговечного дерева (см. рис. 18-11, А и 23-27, А), они сохраняются до 45 лет, оставаясь при этом фотосинтетически активными. Поскольку у сосны и других вечнозеленых растений листья функционируют более одного вегетационного периода, они испытывают действие засухи, холодов или загрязнения воздуха гораздо дольше, чем у листопадных растений, и чаще оказываются поврежденными.

В стеблях сосен и других хвойных рано начинается вторичный рост, ведущий к образованию значительного количества вторичной ксилемы (рис. 18-14). Она откладывается внутрь от камбия, а вторичная флоэма снаружи от него. Ксилема хвойных состоит главным образом из трахеид, а флоэма — из ситовидных клеток, типичных, проводящих питательные вещества элементов голосеменных и споровых сосудистых растений (см. гл. 20). Оба типа тканей пересечены по радиусам узкими лучами. В начале вторичного роста эпидерма замещается перидермой, закладывающейся во вне-

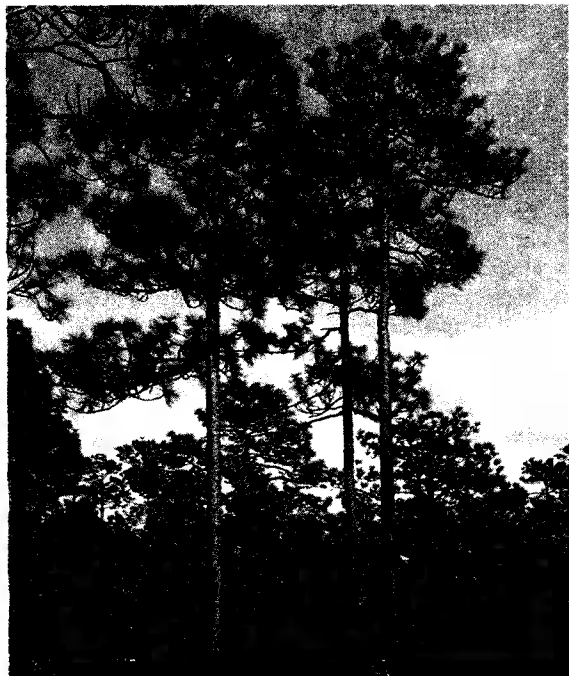


Рис. 18-9. Сосна болотная (*Pinus palustris*) в Северной Каролине

шнем слое коры. По мере этого роста следующие слои перидермы возникают за счет активного деления клеток, расположенных глубже в коре.

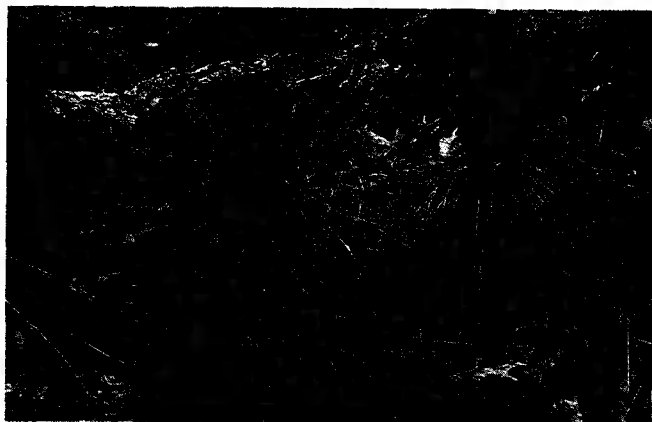
Размножение сосен. Микро- и мегаспорангии сосен и большинства других хвойных образуются в отдельных шишках на одном и том же дереве. Обычно микроспоронгиатные (мужские) шишки формируются на нижних ветвях дерева, а мегаспорангиатные (женские) — на верхних; у некоторых видов они располагаются на одной и той же ветви, но при этом женские шишки ближе к ее концам. Так как разносимая

ветром пыльца обычно не летит прямо вверх, семязачатки, как правило, опыляются пылью с другого дерева, за счет чего происходит перекрестное опыление.

Мужские шишки у сосен относительно мелкие, обычно 1—2 см длиной (рис. 18-15). Более или менее пленчатые микроспорофиллы (рис. 18-16) располагаются спирально; каждый из них несет два микроспорангия. В молодом микроспорангии множество микроспороцитов, или материнских клеток микроспор; ранней весной они делятся мейотически, образуя четыре гаплоидные микроспоры каждый. Каждая микроспора развивается в пыльцевое зерно с воздушными мешками, состоящее из двух *проталлиальных клеток, генеративной клетки и клетки трубки* (рис. 18-17). Эта четырехклеточная структура и есть незрелый мужской гаметофит. Именно на этой стадии происходит рассеивание огромных количеств пыльцевых зерен, некоторые из которых переносятся ветром к женским шишкам.

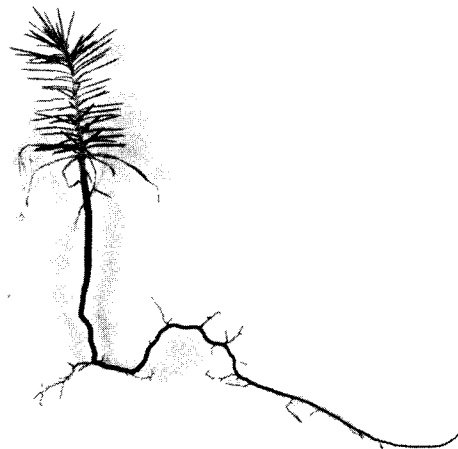
Последние у сосен намного крупнее и устроены сложнее, чем мужские (рис. 18-18). Их чешуи не являются мегаспорофиллами, а представляют собой целые видоизмененные укороченные побеги, включающие кроме семенной чешуи с двумя семязачатками на верхней поверхности кроющую стерильную чешую (рис. 18-19). Они располагаются спирально вокруг оси шишки. Таким образом, женская шишка — сложная структура, а мужская — простая, поскольку в ней микроспорангии непосредственно прикреплены к микроспорофиллам. Каждый семязачаток содержит многоклеточный нуцеллус (мегаспорангий), окруженный массивным интегументом с отверстием (микропиле), обращенным к оси шишки (рис. 18-19). В мегаспорангии находится единственный мегаспороцит, т. е. материнская клетка мегаспоры, дающая в результате мейоза линейный ряд из четырех мегаспор. Функциональна только одна из них, а три другие, расположенные ближе к микропиле, вскоре отмирают.

Опыление у сосен происходит весной; пыльца прилипает к капле клейкой жидкости, выделяющейся в области микропиле. На этой стадии чешуи женской шишки широко раздвинуты. При испарении микропилярной жидкости пыльцевое зерно втягивается в микропиле и попадает на нуцеллус.



А

Рис. 18-10. А. Проростки сосны болотной (шт. Джорджия) с ювенильными листьями (длинные одиночные хвоинки)



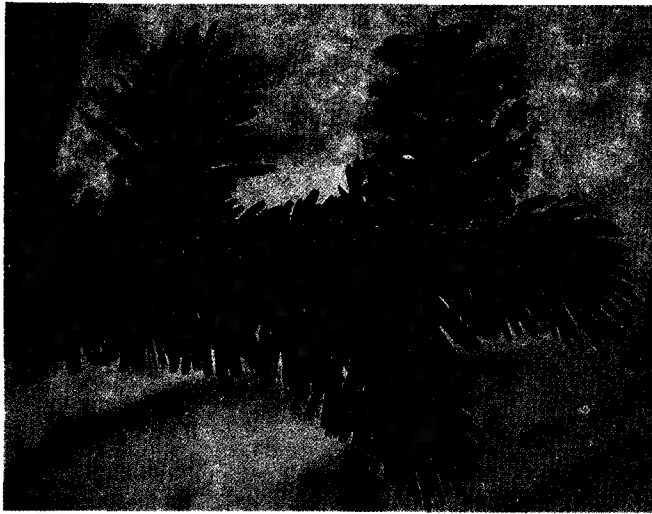
Б

и первыми взрослыми листьями, собранными у этого вида в пучки по три. Б. Проросток сосны съедобной (*Pinus edulis*) с ювенильными листьями и молодым главным корнем. Взрослые листья этого вида собраны в пучки по два

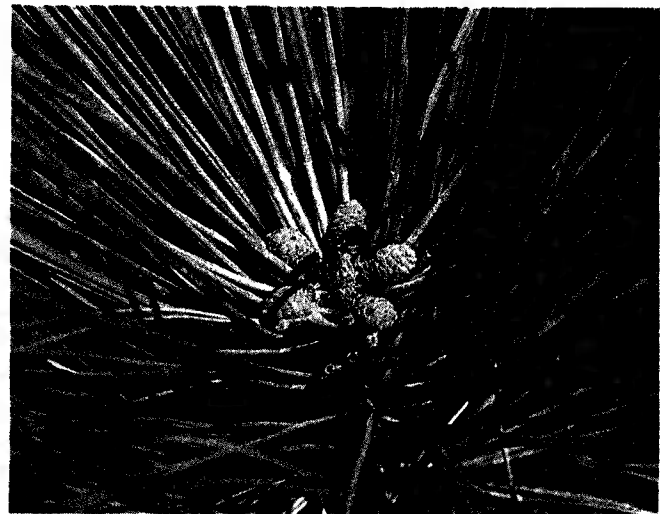
Рис. 18-11. А. Сосна остистая (*Pinus longaeva*) в Брайс-Каньоне, шт. Юта. На ветке видны пучки из пяти хвоинок и зрелая женская шишка. Отдельные

иглы могут функционировать до 45 лет; эта сосна — самое долгоживущее дерево (см. также рис. 23-27, А). Б. Ветка сосны смолистой (*Pinus resinosa*)

с молодыми женскими шишками и пучками игловидных листьев, характерных для взрослого растения



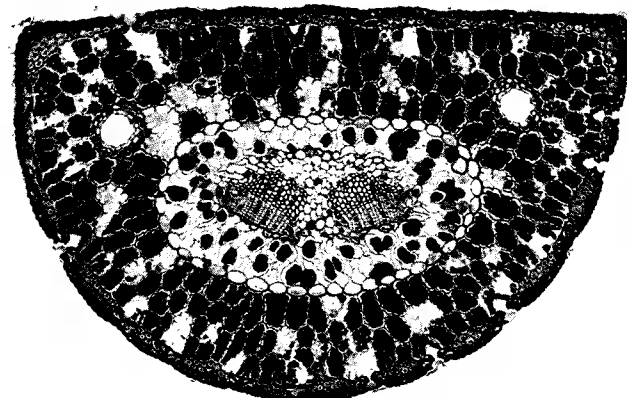
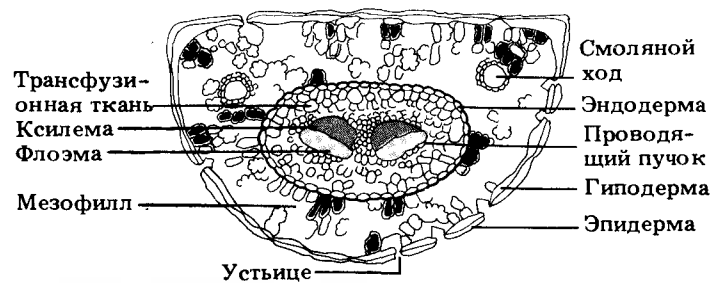
А



Б



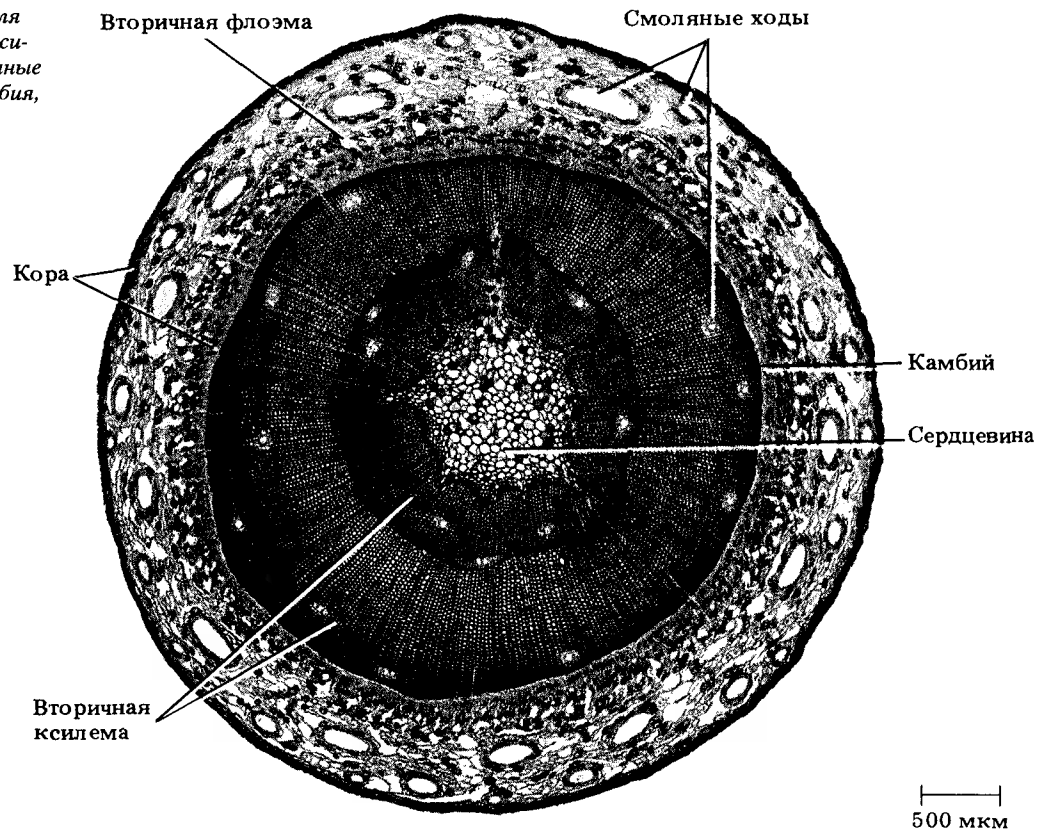
Рис. 18-12. Однолетние экземпляры сосны замечательной (*Pinus radiata*), выросшие из укорененных пучков хвои, являющихся, следовательно, укороченными побегами с подавленной активностью апикальной меристемы, которая может быть восстановлена



200 мкм

Рис. 18-13. Поперечный разрез сосновой хвоинки, иллюстрирующий зрелые ткани

Рис. 18-14. Поперечный разрез стебля сосны, показывающий вторичную ксилему и вторичную флоэму, разделенные камбием. Все ткани снаружи от камбия, включая флоэму, составляют кору



После опыления чешуи сближаются, что способствует защите развивающихся семязачатков. Вскоре после соприкосновения пыльцевого зерна с нуцеллусом оно прорастает, образуя пыльцевую трубку. В это время мейоз в мегаспорангии еще не произошел. Примерно через месяц после опыления появляются четыре мегаспоры, одна из которых дает мегагаметофит. Его развитие замедленное, часто начинается только через шесть месяцев после опыления и может потребовать еще полгода для своего завершения. На ранних стадиях формирования мегагаметофита митоз не сопровождается немедленным образованием клеточных стенок, которое начинается примерно через 13 месяцев после опыления, когда уже имеется около 2000 свободных ядер. Затем (примерно через 15 месяцев после опыления) у микропиларного конца мегагаметофита дифференцируются архегонии (два-три); теперь условия для оплодотворения созданы.

Приблизительно за 12 месяцев до этого пыльцевое зерно проросло в пыльцевую трубку, которая медленно прокладывала себе путь через ткани нуцеллуса к развивающемуся мегагаметофиту. Через год после опыления генеративная клетка четырехклеточного мужского гаметофита разделилась на две дочерние — *стерильную клетку* (клетку ножки) и *сперматогенную клетку* (клетку тела). Затем, прежде чем пыльцевая трубка достигает женского гаметофита, сперматогенная клетка делится, образуя два спермия. Мужской гаметофит, или прорастающее пыльцевое зерно, теперь достиг зрелости. У семенных растений антеридиев нет.

Приблизительно через 15 месяцев после опыления пыльцевая трубка достигает яйцеклетки архегония и впрыскивает в нее большое количество своей цитоплазмы и оба спермия (рис. 18-20). У одного из спермиев ядро соединяется с ядром яйцеклетки, а у второго дегенерирует. Обычно оплодотворя-

ются и начинают развиваться в зародыши яйцеклетки всех архегониев (полиэмбриония), однако, как правило, только один зародыш формируется полностью.

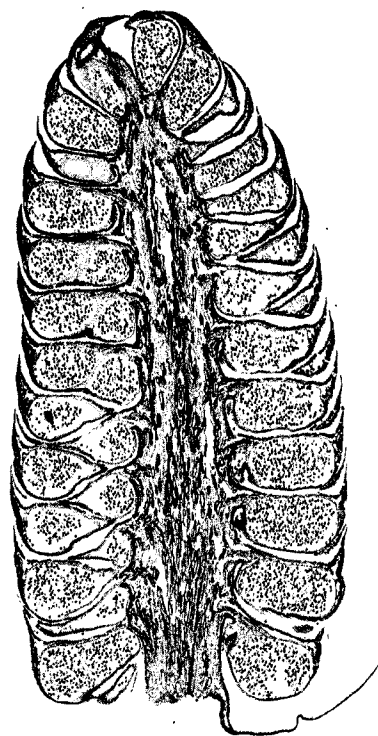
На ранней стадии эмбриогенеза вблизи нижнего конца архегония образуются четыре яруса клеток. Каждая из четырех клеток самого верхнего (т. е. наиболее удаленного от микропиларного конца семязачатка) яруса начинает развиваться в зародыш. Одновременно четыре клетки следующего ряда, клетки суспензора (подвеска), сильно вытягиваются и проталкивают четыре формирующихся зародыша вглубь женского гаметофита. Таким образом, в жизненном цикле сосны имеется и второй тип полиэмбрионии, но опять же только один из зародышей развивается полностью. В ходе эмбриогенеза интегумент превращается в семенную оболочку.

Можно видеть, что семя хвойных состоит из комбинации двух спорофитных поколений — семенной кожуры (и остатков нуцеллуса) и зародыша — и одного гаметофитного, служащего запасом питательных веществ (рис. 18-21). Семенная кожура и зародыш диплоидны, а женский гаметофит гаплоидный. Зародыш представляет собой гипокотиль-корневую ось с чехликом и апикальной меристемой на одном конце и апикальной меристемой и несколькими (обычно восемью) семядолями на другом. Интегумент состоит из трех слоев, из которых средний становится твердым и служит семенной кожурой.

Семена сосен часто высыпаются осенью второго года после появления шишек и опыления. Чешуи зрелых шишек раздвигаются; крылатые семена большинства видов планируют в воздухе и иногда переносятся ветром на значительные расстояния. Иногда, например у сосны Банкса (*Pinus banksiana*), чешуи не раздвигаются до тех пор, пока шишки сильно

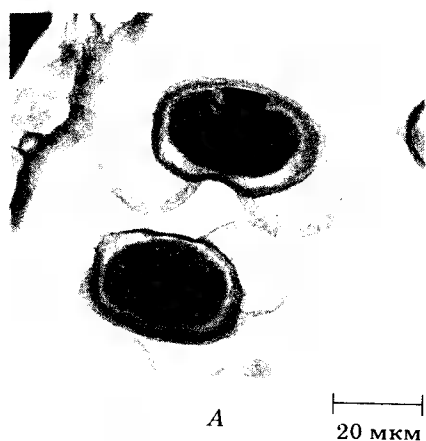


Рис. 18-15. Сосна замечательная. Микроспорангиатные (мужские) шишки, рассеивающие пыльцу, которая уносится ветром. Часть пыльцы оказывается поблизости от семязачатков в женских шишках и прорастает, образуя пыльцевые трубки. В результате происходит оплодотворение



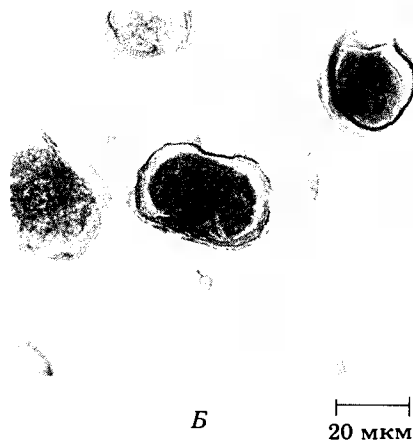
500 мкм

Рис. 18-16. Продольный разрез мужской шишки сосны; видны микроспорофиллы и микроспорангии, содержащие зрелые пыльцевые зерна



А

20 мкм



Б

20 мкм

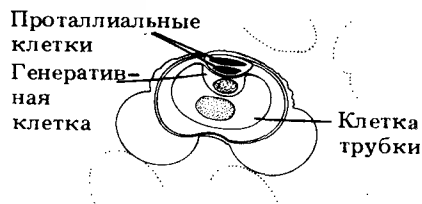


В

10 мкм

Рис. 18-17. Сосна. А. Пыльцевые зерна с незрелыми мужскими гаметофитами внутри. Каждый гаметофит состоит из двух проталлиальных клеток, относительно мелкой генеративной клетки и относительно крупной клетки трубки. Б. Пыльцевое зерно на несколько более поздней стадии; проталлиальные

клетки, не имеющие никакой явной функции, уже дегенерировали. В. Пыльцевое зерно с двумя воздушными мешками под сканирующим электронным микроскопом. Когда оно прорастает, пыльцевая трубка выходит снизу между воздушными мешками



Проталлиальные
клетки
Генератив-
ная
клетка

Клетка
трубки

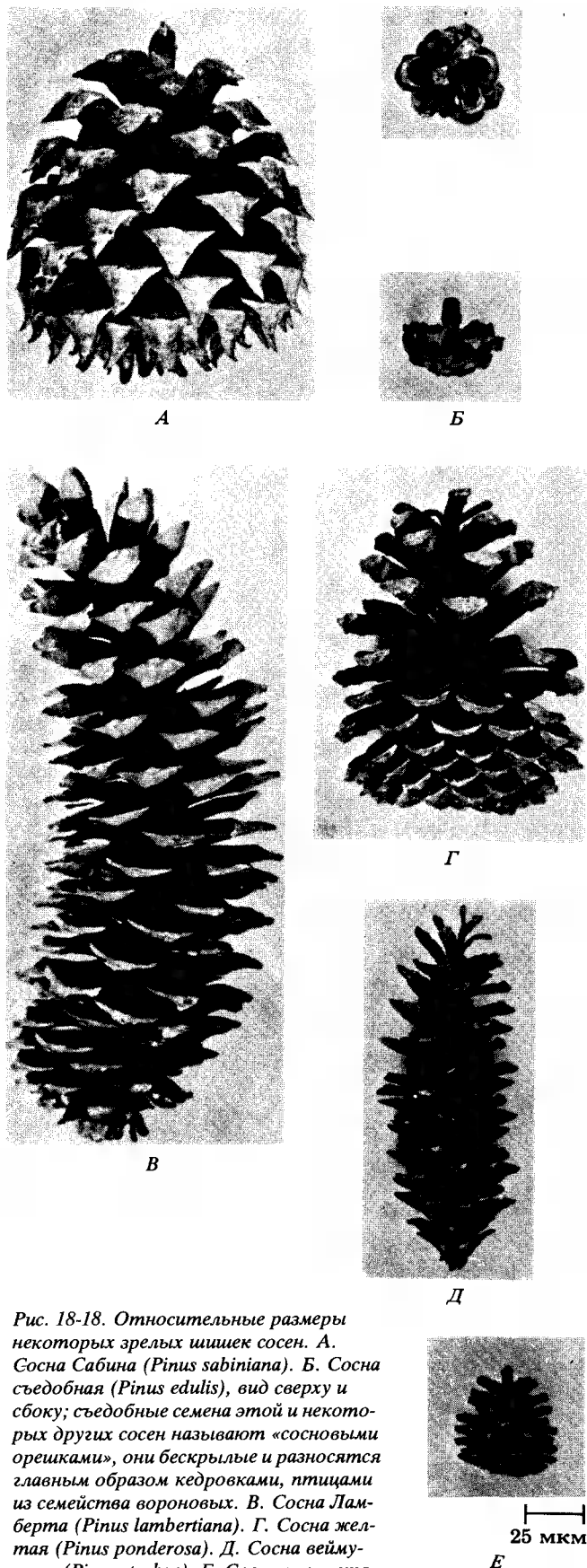


Рис. 18-18. Относительные размеры некоторых зрелых шишек сосен. А. Сосна Сабина (*Pinus sabiniana*). Б. Сосна съедобная (*Pinus edulis*), вид сверху и сбоку; съедобные семена этой и некоторых других сосен называют «сосновыми орешками», они бескрылые и разносятся главным образом кедровками, птицами из семейства вороновых. В. Сосна Ламберта (*Pinus lambertiana*). Г. Сосна желтая (*Pinus ponderosa*). Д. Сосна веймутова (*Pinus strobus*). Е. Сосна смолистая (*Pinus resinosa*)

не прогреются. Когда по сосняку быстро проносится лесной пожар, сжигающий родительские деревья, большинство огнестойких шишек только слегка опалается, после чего, раскрываясь, высвобождает накопившийся за многие годы урожай семян. За счет этого лес на недавно обгоревшей почве возобновляется. У других видов, включая сосны гибкую (*Pinus flexilis*) и белоствольную (*Pinus albicaulis*), а также однохвойные сосны запада Северной Америки и некоторые сходные с ними виды Евразии, крупные бескрылые семена собираются, переносятся и запасаются впрок как корм кедровками, крупными птицами из семейства вороновых.

Жизненный цикл сосны представлен на рис. 18-25.

Другие хвойные

Хотя у других хвойных (см. рис. 18-22 — 18-29) нет характерных для сосен пучков хвои и существует также ряд относительно мелких отличий в строении репродуктивных систем, современные представители этого отдела образуют достаточно однородную группу. Важнейшие их роды — пихта (*Abies*; рис. 18-22), ель (*Picea*), тсуга (*Tsuga*), лжетсуга (*Pseudotsuga*), кипарис (*Cupressus*; рис. 18-23) и можжевельник (*Juniperus*; рис. 18-24). У тиссов (семейство Тахасеае) семязачатки формируются не в шишках, а по одиночке и окружены мясистым чашевидным образованием — *апилюсом* (рис. 18-26, А). Ряд других интересных родов хвойных встречается главным образом в Южном полушарии. Некоторые из них, подобно араукарии разнолистной (*Araucaria heterophylla*) с острова Норфолк и араукарии чилийской (*A. araucana*), часто разводятся в областях с достаточно мягким климатом, а другие виды пересекают экватор и естественным путем.

Одно из наиболее интересных семейств хвойных — таксодиевые (Таходиасеае), появившиеся около 150 млн. лет назад, а сейчас представленные изолированными территориально видами, остатками популяций, гораздо шире распространенных в третичном периоде. Один из наиболее замечательных среди них — секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*), самое высокое из ныне живущих растений (см. рис. 31-1). К этому же семейству принадлежит знаменитое «мамонтово дерево», *Sequoiadendron giganteum*, образующее эффектные, изолированные друг от друга рощи по западному склону хребта Сьерра-Невада в Калифорнии, а также болотный кипарис (*Taxodium*) с юго-востока США и из Мексики (рис. 18-27). Все эти роды были гораздо шире распространены в третичном периоде, чем сейчас (рис. 18-29).

Обильно в третичном периоде в Евразии и Северной Америке произрастала и метасеквойя (*Metasequoia*) (рис. 18-28), наиболее частое хвойное в западной и арктической Северной Америке с позднего мела до миоцена (другими словами, примерно 90—15 млн. лет назад). В Японии и Восточной Сибири она встречалась всего несколько миллионов лет назад. Этот род описан по ископаемому материалу японским палеоботаником Сигеру Мики в 1941 г. (рис. 18-29). Тремя годами позже китайский лесовод Цан Ван из Центрального бюро лесных исследований Китая посетил деревню Мотаочи в провинции Сычуань на юго-западе страны, где увидел огромное дерево, прежде ему неизвестное. Местные жители выстроили вокруг его основания целый храм. Изучение собранных Цан Ваном образцов хвои и шишек показало, что это «ископаемая» метасеквойя. В 1948 г. палеоботаник Р. Чейни из Калифорнийского университета возглавил экспедицию по реке Янцзы и через три горных хребта вывел ее к долинам, где росло множество этих деревьев, последних

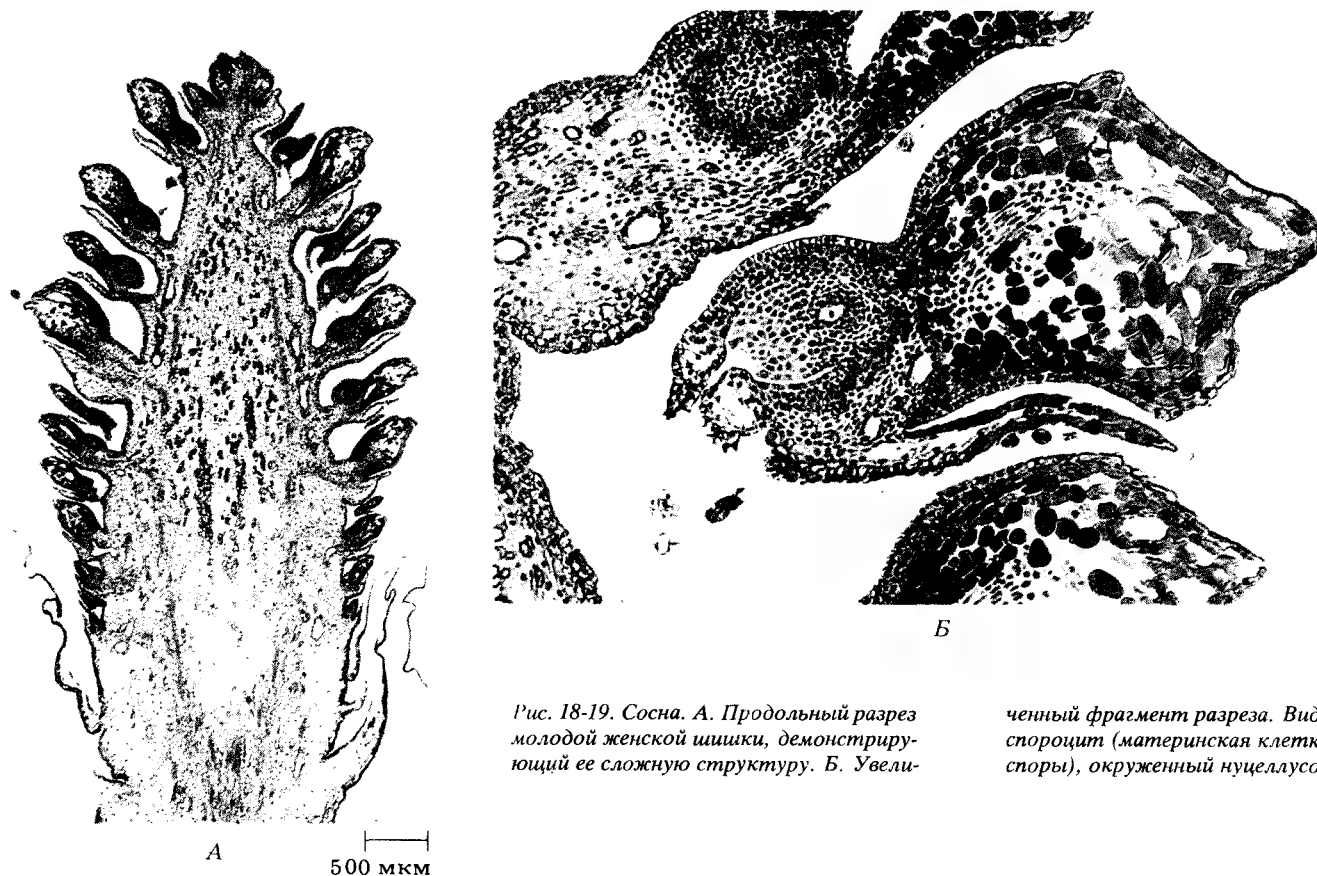


Рис. 18-19. Сосна. А. Продольный разрез молодой женской шишки, демонстрирующий ее сложную структуру. Б. Увели-

ченный фрагмент разреза. Виден мегаспороцит (материнская клетка мегаспоры), окруженный нуцеллусом

остатков когда-то обширных лесов из метасеквойи. Впоследствии были собраны тысячи ее семян, и это «живое ископаемое» сейчас можно видеть в парках и садах всего мира.

Другие современные голосеменные

Саговниковые

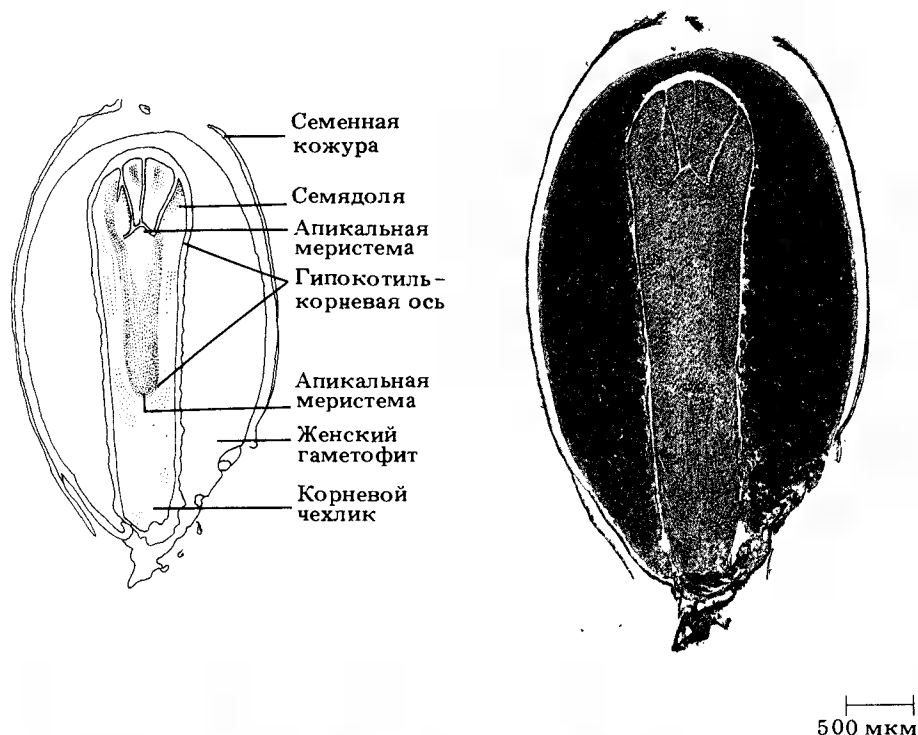
Другие группы современных голосеменных мало похожи друг на друга вообще. Среди них саговниковые, или цикадофиты (отдел *Cycadophyta*), — внешне напоминающие пальмы растения главным образом тропических и субтропических областей. Эти причудливые формы, появившиеся не позднее 285 млн. лет назад, где-то в начале пермского периода, были столь многочисленны в мезозое, что его нередко называют «временем саговников и динозавров». Цикадофиты родственны семенным папоротникам (см. приложение к гл. 17), и среди ископаемых остатков встречаются, по-видимому, переходные между ними формы. Ныне сохранилось 10 родов этого отдела, включающих около 100 видов. Замия карликовая (*Zamia pumila*), обычная в песчаных редколесьях Флориды, — единственный местный представитель саговников в США (рис. 18-30).

Большинство цикадофитов довольно крупные растения; некоторые из них достигают в высоту более 18 м. У многих четко выражен ствол, густо покрытый основаниями опавших листьев. Функционирующие листья собраны пучком на вершине стебля — этим саговниковые напоминают пальмы (недаром некоторые из них обычно называют «саговые пальмы»), однако в отличие от последних наблюдается настоящий, хотя и медленный, вторичный рост в результате



Рис. 18-20. Оплодотворение у сосны: слияние ядер спермия и яйцеклетки. Второе ядро спермия (внизу) не функционально и в конце концов отмирает

Рис. 18-21. Продольный разрез соснового семени



А

Рис. 18-22. Два рода из семейства сосновых (*Pinaceae*). А. Женские шишки пихты бальзамической (*Abies balsamea*); они прямостоячие, имеют длину 5—10 см и не опадают на землю целиком,



Б

как у сосен, а рассыпаются на части, рассеивая крылатые семена. Б. Лиственница европейская (*Larix decidua*). Ее изогнутые, как у сосны, листья появляются по одному и распо-

лагаются спирально на укороченных побегах. В отличие от большинства хвойных лиственницы сбрасывают всю хвою в конце каждого вегетационного периода

деятельности камбия. Центральная часть их стволов содержит большое количество сердцевины. Репродуктивные органы саговниковых состоят из более или менее редуцированных листьев с прикрепленными к ним спорангиями, рыхло или плотно скупенных в шишкоподобных образованиях у верхушки растения. Мужские и женские «шишки» располагаются на разных особях (рис. 18-31).

Гинкго

Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*) легко узнается по веерообразным листьям с дихотомически расходящимися жилками (рис. 18-32). Это красивое и крупное, но медленно растущее дерево иногда достигает в высоту более 30 м. Листья на многочисленных укороченных побегах более или менее

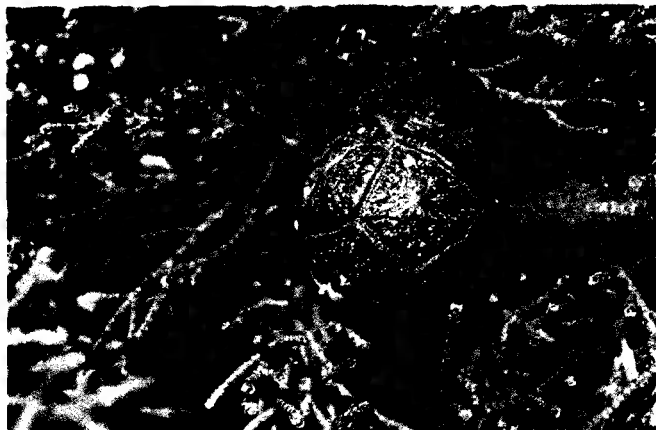


Рис. 18-23. Кипарис калифорнийский (*Cupressus goveniana*). Эти невысокие (спелые — всего около 6 м высотой) деревья встречаются только вблизи Монтерея в Калифорнии



Рис. 18-24. У можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*) женские шишки шаровидные, как у кипарисов, но их мясистые чешуи срастаются между собой в «ягоды», которые используют для придания специфического вкуса и запаха джину

цельные, а на удлинённых и у проростков — глубоколопастные. В отличие от большинства других голосеменных гинкго листопадный; его листья приобретают осенью перед сбрасыванием красивый золотистый оттенок.

Это единственный доживший до наших дней вид мало изменившегося за 80 с лишним миллионов лет рода и единственный ныне живущий представитель отдела Ginkgophyta.

Он имеет общие черты с другими родами голосеменных, жившими в начале пермского периода, около 280 млн. лет назад. Возможно, дикорастущих гинкго уже не осталось нигде в мире, а дошедшие до нас экземпляры сохранены около храмов в Китае и Японии. Завезенные оттуда, они широко разводятся в садах умеренных областей мира уже более 150 лет. Эти деревья очень устойчивы к загрязнению воздуха и поэтому часто выращиваются в городских парках.

Как и у саговников, семязачатки и микроспорангии у гинкго образуются на разных деревьях. Семязачатки появляются парами на конце коротких ножек и осенью, созревая, дают семена с мясистым покровом. Оплодотворения, вероятно, не происходит до тех пор, пока они не опадут с родительских деревьев. Зародыши формируются на поздних стадиях созревания лежащих на земле семян. Последние имеют неприятный запах из-за присутствия в их мясистых покровах масляной кислоты, поэтому в парках и садах обычно разводят только мужские деревья, которые размножаются вегетативно. Микроспорофиллы собраны в сережковидные структуры; каждый из них несет два микроспорангия.

Гнетовые

В этот отдел входят около 70 видов из трех современных родов очень необычных голосеменных: гнетум (*Gnetum*), эфедра (*Ephedra*) и вельвичия (*Welwitschia*). Хотя они, несомненно, родственны между собой и справедливо объединяются вместе, их признаки сильно различаются. Интересно присутствие черт, сближающих их с покрытосеменными; это и сходство их стробиллов с некоторыми соцветиями последних, и присутствие почти таких же сосудов в ксилеме, и отсутствие архегониев у гнетума и вельвичии. Десяти лет ученые спорили, родственны ли гнетовые цветковым. В настоящее время появились доказательства в пользу такого родства, хотя, конечно, ни одно из ныне живущих гнетовых нельзя считать предком какого-либо покрытосеменного; каждый из трех современных родов отдела своеобразно специализирован.

Примерно 30 видов гнетума — деревья и лианы с крупными кожистыми листьями, сильно напоминающими листья двудольных (рис. 18-33). Они встречаются во всех влажных тропических областях.

Большинство из приблизительно 35 видов эфедры — сильно разветвленные кустарники со слабо заметными мелкими чешуевидными листьями (рис. 18-34). Растение с внешне членистыми стеблями на первый взгляд напоминает хвощ. Большинство видов рода обитает в аридных или пустынных областях.

Вельвичия, наверное, самое причудливое сосудистое растение (рис. 18-35). Большая его часть погружена в песчаную почву, а над землей выступает массивный деревянистый вогнутый диск, от которого отходят только два ремневидных листа и ветви со стробилами, образуемые меристематической тканью по краю диска. Вельвичия растет в пустынях юго-западной Африки — в Анголе, Намибии и ЮАР.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Отдел покрытосеменных, или цветковых (Anthophyta), включает около 235 000 видов, т. е. намного больше, чем любая другая группа растений. Их вегетативная структура чрезвычайно разнообразна. Сюда относятся и гигантские эвкалипты, деревья высотой более 100 м со стволами почти

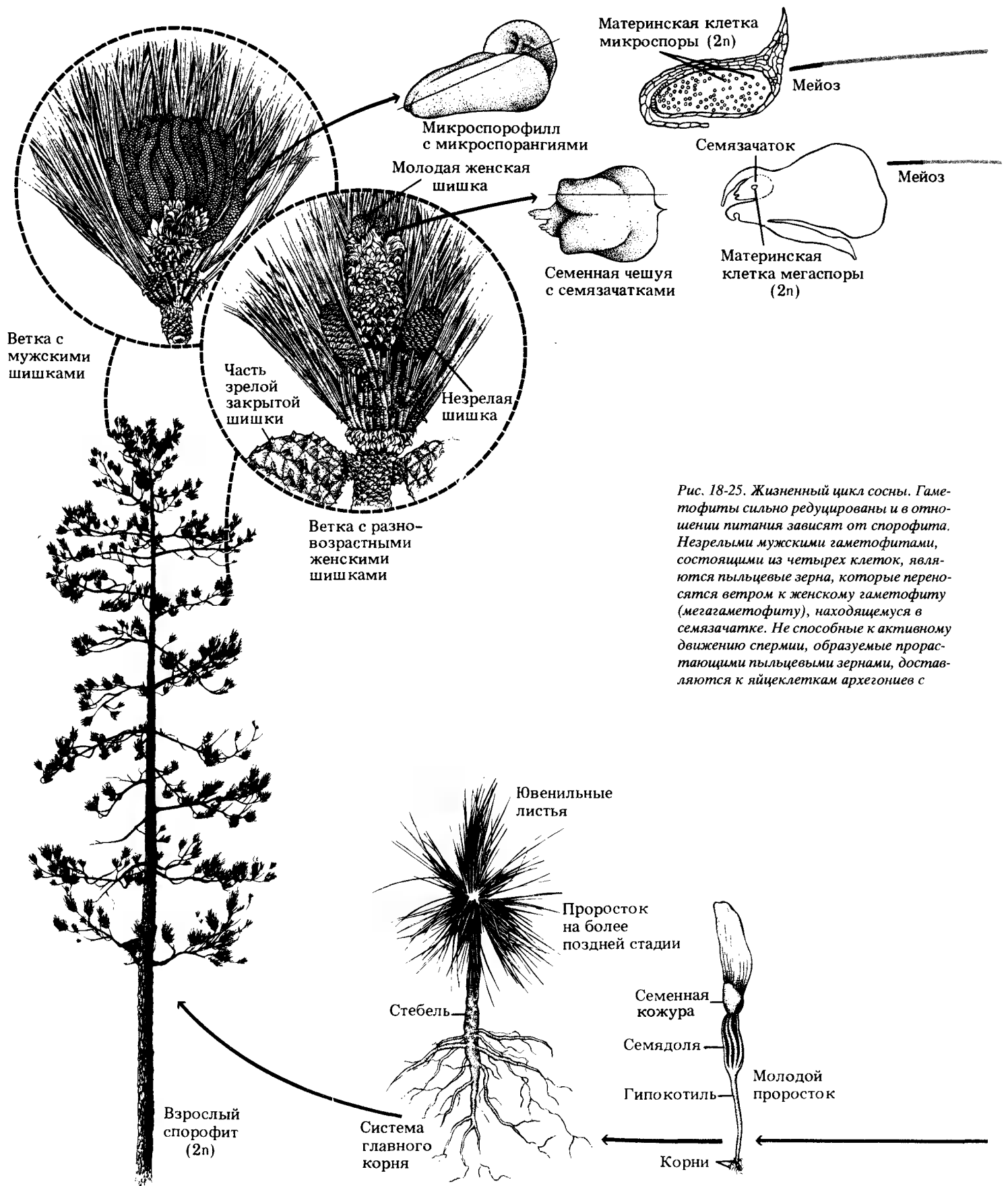
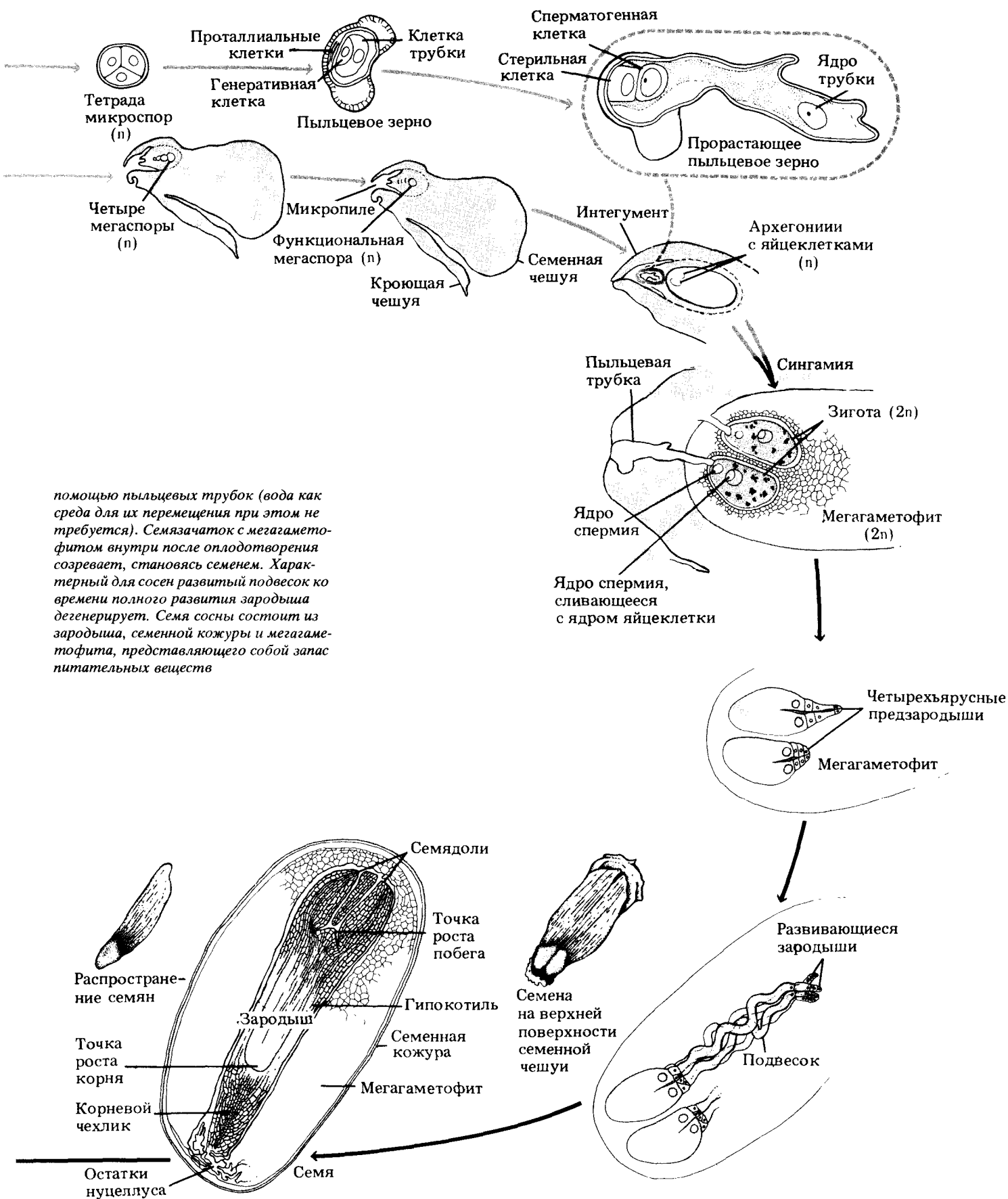
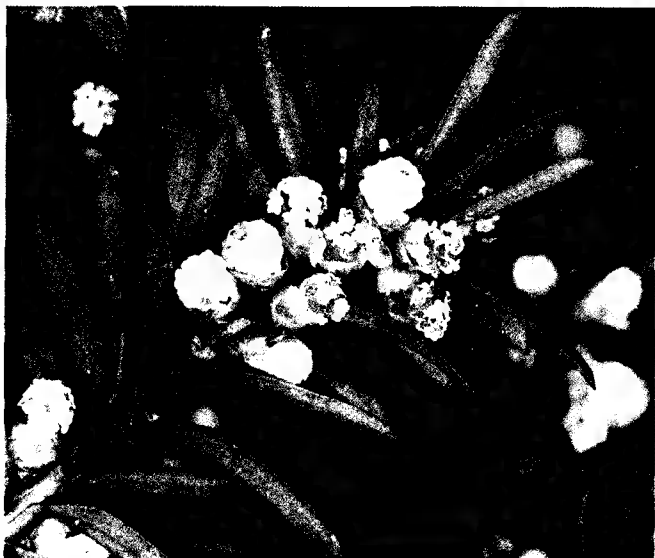


Рис. 18-25. Жизненный цикл сосны. Гаметофиты сильно редуцированы и в отношении питания зависят от спорофита. Незрелыми мужскими гаметофитами, состоящими из четырех клеток, являются пыльцевые зерна, которые переносятся ветром к женскому гаметофиту (мегагаметофиту), находящемуся в семязачатке. Не способные к активному движению спермии, образуемые прорастающими пыльцевыми зернами, доставляются к яйцеклеткам архегониев с





А



Б

Рис. 18-26. Семена хвойных семейства тиссовых (Taxaceae) окружены мясистой чашей — ариллусом. Это образование привлекает птиц и других животных, которые, съедая его, распространяют семена. А. У тисса (*Taxus*), произрастающего в Северном полушарии, ариллусы красные. Б. Спорофиллы и микроспорангии микростробиллов тисса. Мега- и микростробиллы располагаются на разных деревьях. Ариллусы тисса ядовиты и являются наиболее частой причиной отравлений растениями у детей в США, хотя летальные исходы крайне редки



Рис. 18-27. Болотный кипарис (*Taxodium distichum*) — листопадный представитель семейства таксодиевых, растущий в болотах юго-востока США. У дерева, изображенного на этой, сделанной осенью фотографии, листья уже начали менять окраску. С ветвей у него в изобилии свисает так называемый бородастый мох, — в действительности цветковое растение *Tillandsia usneoides*, родственное ананасу

20 м в обхвате (рис. 18-36), и мелкие ряски, просто устроенные плавающие однодольные, часто не превышающие в длину 1 мм (рис. 18-37). Некоторые покрытосеменные — лианы, высоко забирающиеся в полог дождевого тропического леса, другие — эпифиты, населяющие этот полог. Многие цветковые, например кактусы, приспособлены к росту в крайне засушливых условиях. Уже более 100 млн. лет представители этого отдела господствуют на суше.

Выделяют два класса покрытосеменных: Monocotyledones (однодольные) с примерно 65 000 видов (рис. 18-38) и Dicotyledones (двудольные) (рис. 18-39). Сходства между ними намного больше, чем различий, тем не менее это легко распознаваемые естественные группы. Среди однодольных такие хорошо известные растения, как злаки, лилии, ирисы, орхидеи, рогозы и пальмы. К двудольным относятся почти все знакомые нам деревья и кустарники (кроме хвойных) и многие травы. Основные различия между этими классами обобщены в табл. 18-1.

За немногими исключениями, покрытосеменные ведут независимый образ жизни, но среди них известны также паразиты и сапрофиты (рис. 18-40), в значительной степени



Рис. 18-28. Метасеквойя (*Metasequoia glyptostroboides*). Этому дереву, растущему в провинции Хубэй в центральном Китае, более 400 лет

Таблица 18-1. Основные различия между однодольными и двудольными

Признаки	Двудольные	Однодольные
Части цветка	Обычно в мутовках по 4 или 5	Обычно в мутовках по три
Пыльца	В основе трикоплатная (с тремя бороздами или порами)	В основе монокоплатная (с одной бороздой или порой)
Семядоли	Две	Одна
Жилкование листьев	Обычно сетчатое	Обычно параллельное
Первичные проводящие пучки в стебле	Расположены кольцом	Расположены сложным образом
Настоящий вторичный рост (с участием камбия)	Обычно имеется	Отсутствует

или полностью лишенные хлорофилла. Недавно показано, что многие, если не все, цветковые «сапрофиты» облигатно связаны с микоризными грибами, которые одновременно взаимодействуют с зеленым фотосинтезирующим покрытосеменным. Гриб образует своего рода «мост», активно переносящий углеводы от второго растения к бесцветному «сапрофиту». Существует около 2800 видов двудольных-паразитов, среди которых омела и повилика (рис. 18-40, А), и одно паразитное голосеменное (*Parasitaxus* из Новой Каледонии). Такие цветковые образуют особые поглощающие органы, гаустории, которые проникают в ткани хозяев.

В разделе V мы подробно рассмотрим структуру и развитие тела, т. е. спорофита цветковых растений, а остаток настоящей главы посвятим наиболее характерной особенности покрытосеменных — цветку — и процессу их размножения. В гл. 29 в деталях обсуждается эволюция этого отдела.



Рис. 18-29. Ископаемая веточка метасеквойи, которой около 50 млн. лет. На карте показано географическое распространение некоторых ныне живущих и ископаемых представителей семейства таксодиевых

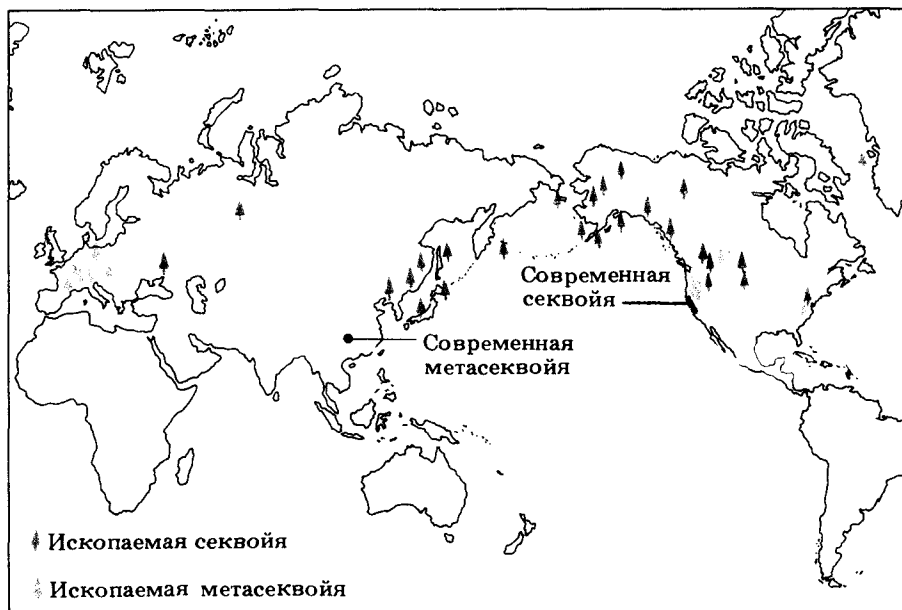




Рис. 18-30. Женские и мужские растения замии карликовой (*Zamia pumila*) — единственного дикорастущего вида саговниковых в США. Ее целиком или отчасти подземные стебли вместе с главными корнями использовались в пищу индейцами семинолами. Две крупные серые «ишишки» на переднем плане — женские, более мелкие коричневые — мужские

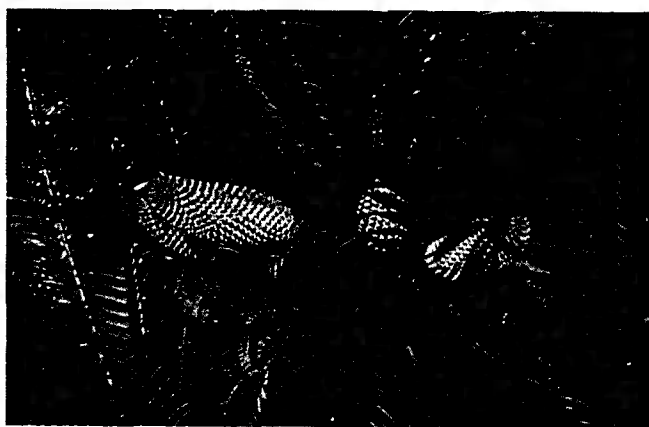
Цветок

Цветок — это детерминированный побег, несущий спорофиллы (рис. 18-41). Название Angiospermae, переводимое на русский как «покрытосеменные», происходит от греческих слов angeion (сосуд) и sperma (семя), поскольку отличительная структура цветка — плодolistик — своего рода «сосуд», содержащий семязачатки (семяпочки), которые после оплодотворения развиваются в семена.

Цветки могут быть различным образом сгруппированы в соцветия (рис. 18-42 и 18-43). Ножка соцветия или одиночного цветка называется цветоносом, а ножка отдельного цветка в соцветии — цветоножкой. Цветоножке — часть цветоножки (цветоноса), к которой прикрепляются элементы (круги) цветка. Подобно любому концу побега, оно состоит из узлов и междоузлий, только междоузлия очень короткие, а узлы соответственно сильно сближены.

Многие цветки содержат два набора стерильных придатков, чашелистики и лепестки, прикрепленные к цветоложу ниже фертильных элементов, тычинок и плодolistиков (чашелистики отходят ниже лепестков, а тычинки — ниже плодolistиков). В совокупности первые образуют чашечку, а вторые — венчик, которые вместе составляют околоцветник. Чашелистики и лепестки по своей структуре во многом напоминают листья. Первые обычно зеленые, а вторые ярко окрашены, хотя у многих цветков оба круга сходны по цвету (рис. 18-41).

Тычинки, в совокупности образующие андроцей (по-гречески «дом мужчины»), — это микроспорофиллы. У современных покрытосеменных, за немногими исключениями, они состоят из тонкого «стебелька» (тычиночной нити) с разделенными на две половинки пыльником, содержащим четыре микроспорангия, или пыльцевых мешка.



А



Б

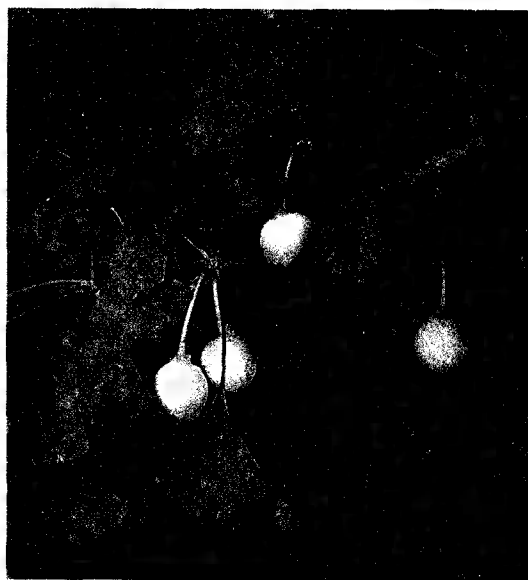
Рис. 18-31. А. Южноафриканский саговник *Encephalartos altensteinii*. Показан мужской экземпляр со стробилами. Б. Женский экземпляр *Cycas siamensis*. Верхушка женской «ишишки» удалена, чтобы показать семена на верхних поверхностях мегаспорофиллов

Плодolistики, или карпели, вместе составляющие гинецей (по-гречески «дом женщины»), — это мегаспорофиллы, сложенные в длину и заключающие внутри себя один или более семязачатков. В цветке может быть один или несколько карпелей, иногда полностью или частично сросшихся. Отдельный плодolistик или структуру, образованную сросшимися плодolistиками, часто называют пестиком из-за сходства формы с одноименным инструментом для растирания веществ в ступке.

У большинства цветков пестики дифференцированы на нижнюю часть — завязь, содержащую семязачатки, и верхнюю — рыльце, улавливающую пыльцу. Часто рыльце и завязь соединяются более или менее удлинённым образованием — столбиком. При срастании плодolistиков либо сливаются, либо сохраняются индивидуальные столбики или рыльца. Общая завязь сросшихся карпелей обычно (но не



А



Б

Рис. 18-32. А. Гинкго двулопастный. Б. Листья и мясистые семена гинкго на коротких побегах



А



Б



В

Рис. 18-33. Крупные кожистые листья тропического гнетума напоминают листья некоторых двудольных. Виды этого рода — кустарники или деревянистые лианы в тропических и субтропи-

ческих лесах. А. Собрания мегастробилов. Б. Собрания микростробилов и листья. В. Мясистые семена и листья. Фотографии Б и В сделаны в южноамазонском бассейне Амазонки



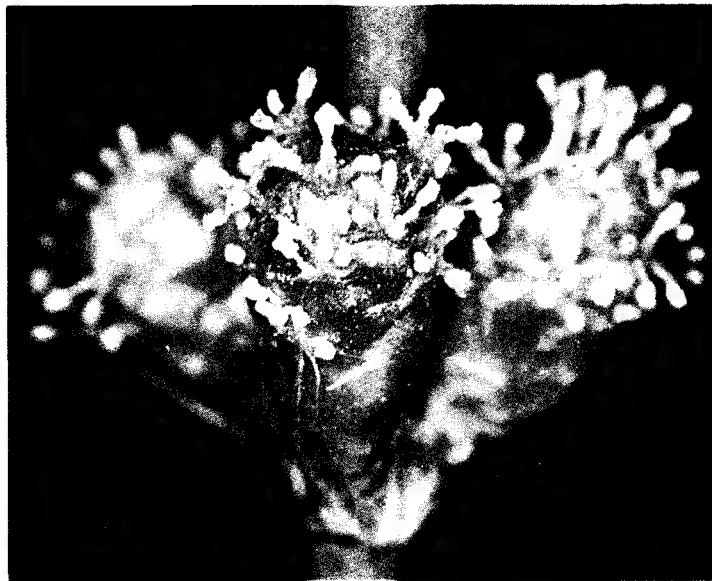
А

Рис. 18-34. Эфедра — единственный из трех родов гнетовых, встречающийся в США. А. Мужское растение *Ephedra viridis* (Калифорния), сильно разветв-



Б

ленный кустарник с чешуевидными, как у всех видов рода, листьями. Б. Микро-спорангиатные (мужские) стробилы *E. viridis*. На стебле — чешуевидные



В

листья. В. Мужские стробилы *Ephedra trifurca* (Аризона). Г. Женское растение *Ephedra viridis* с семенами

всегда) расчлeнена на два или более гнезд, в которых находятся семяпочки. Число гнезд, как правило, соответствует числу плодолистиков в гинецее.

Места возникновения и прикрепления до зрелого состояния семязачатков в завязи называются *плацентами*. Их расположение (плацентация), а следовательно, и размещение



А

Рис. 18-35. *Welwitschia mirabilis* — представитель гнетовых, встречающийся только в пустыне Намиб и соседних областях юго-запада Африки. Вельвичия образует только два листа, не прекращающие роста в течение всей жизни растения. При этом они обламываются на верхушках и расщепляются продоль-

но, поэтому кажется, что у старых растений листьев очень много. А. Крупное растение с семенами. Б. Микро-спорангиатные стробилы. В. Стробилы с семязачатками; насекомое (клоп) высасывает сок из стробила. Вельвичия — двудомное растение



Б



В



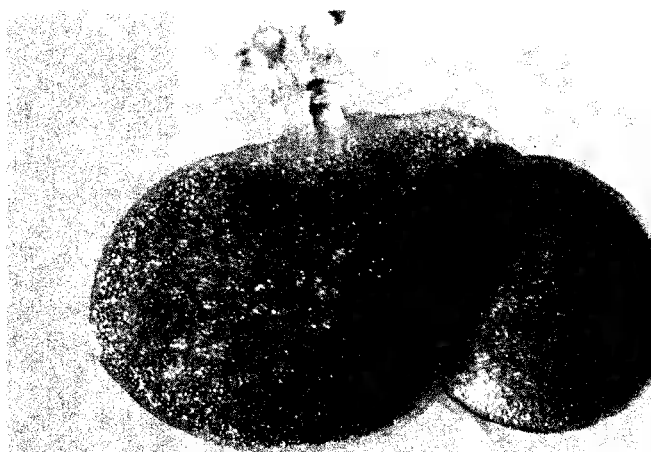
Г



Рис. 18-36. Гигантский эвкалипт (*Eucalyptus jacksonii*) в Долине Гигантов на юго-западе Австралии. Огромные размеры этого покрытосеменного очевидны при сравнении с человеком, стоящим у его выжженного основания



А



В



Б

Рис. 18-37. Рясковые (семейство Lemnaceae) — самые мелкие цветковые растения. Черты их строения говорят о том, что это крайне редуцированные потомки ароидных (Araceae) — семейства, в которое входят калла и филодендрон. А. Пчела, отдыхающая на плотном плавающем ковре, образованном тремя видами рясковых. Самое крупное растение здесь — *Lemna gibba* длиной 2—3 мм; поменьше — два вида

Wolffia длиной до 1 мм. Б. Цветущее растение *Wolffia borealis* с круглым воздушным пузырьком (похожим на крошечный бублик) и маленьким пыльником над ним, выступающими из центральной полости. Все растение меньше 1 мм длиной. В. Цветущее растение *Lemna gibba*; две тычинки и столбик выдаются из кармашка на верхней стороне растения

семяпочек у разных групп цветковых неодинаково (рис. 18-44). Оно бывает *пристенным* (*париетальным*), т. е. семязачатки располагаются на стенке завязи или ее выпячиваниях. В других случаях семяпочки находятся на центральной колонке, расчлененной на гнезда по числу плодолистиков (*осевая плацентация*). При *свободной центральной* плацентации семяпочки развиваются на центральной колонке, не связанной перегородками со стенкой завязи. И наконец, у некоторых цветков единственный семязачаток находится в самом основании одногнездной завязи (*базальная плацентация*). Эти различия имеют большое значение при классификации покрытосеменных.

Несмотря на существование общей основной структуры, между цветками разных растений существуют большие различия. Большинство их имеют и тычинки, и плодолистики; о таких цветках говорят, что они *совершенные* (обоеполые). Если либо тычинки, либо плодолистики отсутствуют, цветок называется *несовершенным* — соответственно *пестичным* или *тычиночным* (рис. 18-45). Если тычиночные и пестичные цветки находятся на одном растении (как, например, у кукурузы или дуба), вид называют *однодомным*, а если на разных (у ивы, падуба тусклого и др.) — *двудомным*. Другие семенные растения с органами, продуцирующими пыльцу и семена на разных особях (например, гинкго, саговники и можжевельники), также считаются двудомными.

Любой из кругов цветка — чашелистики, лепестки, тычинки или плодолистики — может у той или иной группы покрытосеменных отсутствовать. Если имеются все четыре круга, цветки называются *полными*, если отсутствует хотя бы один из них — *неполными*. Таким образом, несовершенный цветок является одновременно неполным, но не все неполные цветки несовершенны.

Части цветка располагаются либо спирально на более или менее удлиненном цветоносе, либо одинаковые элементы (например, лепестки) прикрепляются в узле мутовками. При этом внутри одной мутовки они могут срастаться между собой или прирастать к элементам других мутовок (например, тычинки часто прирастают к венчику). Если они не срастаются, для их описания употребляется приставка «раздельно-», в противоположном случае — «сростно-», или «спайно-» (соответственно в греческих терминах «апо-» и «син-» или «сим-»). Например, раздельно- или сростнолистная чашечка, апокарпный или синкарпный гинецей.

Цветки различаются не только спиральным или мутовчатым расположением частей, но и уровнем их прикрепления к оси цветка по отношению к гинецею (рис. 18-46). Если прочие элементы отходят от цветоноса ниже его, говорят, что завязь *верхняя*, а цветок *подпестичный* (*гипогинный*) (см. рис. 18-41). У некоторых таких цветков чашелистики, лепестки и тычинки сливаются, образуя чашевидное продолжение цветоноса, называемое *гипантием* (околопестичные, или *перигинные*, цветки; рис. 18-47). При этом лепестки и тычинки кажутся отходящими от края чаши. В других случаях они как бы отрастают от верхушки так называемой *нижней* завязи (надпестичные, или *эпигинные* цветки; рис. 18-48).

Наконец, говоря о разнообразии структуры цветков, следует упомянуть симметрию. В некоторых случаях венчик состоит из лепестков одинаковой формы, расходящихся на одинаковом расстоянии друг от друга от центра цветка, являющегося в результате радиально-симметричным. Такие цветки называют *актиноморфными* (от греческого корня *astinos* — «звезда»). В других случаях один или более элемен-

тов по крайней мере одной мутовки отличаются от других ее элементов и расположены двусторонне-симметрично. Такие цветки называют *зигоморфными* (см. рис. 18-43, Б, В).

Жизненный цикл покрытосеменных

Гаметофиты цветковых очень сильно редуцированы в размерах — больше чем у любых других разноспоровых растений, включая голосеменные. Мужской в зрелом состоянии состоит только из трех клеток; а женский, погруженный в течение всей жизни в ткани спорофита, у большинства видов только из семи. Антеридии и архегонии отсутствуют. Опыление не прямое, т. е. пыльца откладывается на рыльце, а затем пыльцевая трубка доставляет два неспособных самостоятельно двигаться спермия к женскому гаметофиту. После оплодотворения семяпочка дает семя, заключенное в завязи, которая одновременно (иногда вместе с сопутствующими ей структурами) развивается в плод.

Микроспорогенез и микрогаметогенез

Микроспорогенез — образование микроспор в микроспорангиях, или пыльцевых мешках, пыльника. Микрогаметогенез — это развитие микроспоры в мужской гаметофит, или пыльцевое зерно.

На первых этапах дифференцировки пыльник состоит из однородной массы клеток и частично обособившейся эпидермы. Затем внутри него выделяются четыре группы фертильных, или *спорогенных*, клеток. Каждая такая группа окружена несколькими слоями стерильных клеток, которые превращаются в стенку пыльцевого мешка. В нее входят и питательные клетки, которые снабжают питательными веществами развивающиеся микроспоры и образуют *тапетум*, самый внутренний слой стенки (рис. 18-49). Спорогенные клетки становятся делящимися мейотически диплоидными микроспороцитами, дающими тетраду гаплоидных микроспор. Микроспорогенез завершается образованием одноклеточных микроспор.

Во время мейоза образование клеточных стенок либо следует за каждым ядерным делением, либо разделяет протопласты четырех микроспор только после второго деления мейоза. Первый случай типичен для однодольных, второй — для двудольных. Следующим этапом является формирование основных признаков пыльцевых зерен (рис. 18-50). Они окружаются прочной наружной оболочкой — *эскиной* и целлюлозно-пектиновой внутренней оболочкой — *интиной*. Эскина состоит из очень стойкого вещества *спорополленина*, по-видимому, образуемого частично тапетумом, а частично микроспорой. Интина откладывается протопластом микроспоры.

Размеры и форма пыльцевых зерен, как и у спор, сильно варьируют. Их диаметр составляет от менее 20 до более 250 нм. Они различаются также по числу и устройству пор, сквозь которые в конечном итоге прорастают пыльцевые трубки. Почти все семейства, многие роды и значительное число видов цветковых можно распознать по строению их пыльцевых зерен, в частности по их размеру, числу пор и скульптуре. В отличие от более крупных фрагментов растений — листьев, цветков и плодов — пыльцевые зерна прекрасно представлены в ископаемых отложениях благодаря химической природе их эскины. Таким образом, пыльца — ценный источник информации о господствовавших в прошлом растительности и климате.



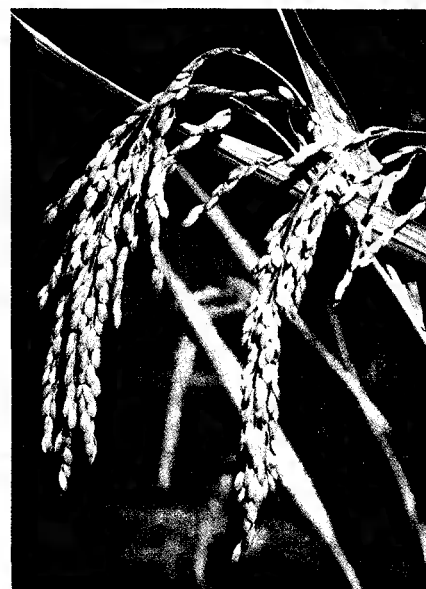
А

Рис. 18-38. Однодольные. А. Представитель семейства пальм кокос (*Cocos nucifera*) в Теуанатепеке (шт. Оахака, Мексика). Его плод (кокосовый орех) на



Б

самом деле костянка, а не орех (см. гл. 29). Б. Цветки и плоды банана (*Musa paradisica*). Завязь у этого растения нижняя, на верхушке плода



В

остается крупный рубец, оставленный опавшими частями цветка. В. Рис (*Oryza sativa*) из семейства злаков



А

Рис. 18-39. Двудольные. А. Кувшинка (*Nymphaea odorata*). Очень пахучий цветок этого вида с многочисленными тычинками и лепестками радиально-симметричный. Род *Nymphaea* широко распространен в тропических и умеренных областях по всему миру. Б. Кактус



Б

Carnegiea gigantea. Кактусы, которых насчитывается около 2000 видов, встречаются почти исключительно в Новом Свете. Их толстые мясистые стебли, запасующие воду, содержат хлоропласты и фотосинтезируют вместо листьев. В. Печеночница (*Hepatica*



В

americana) расцветает в листопадных лесах ранней весной. Листочки околоцветника (их 6—10) здесь не разделены на чашелистики и лепестки. Многочисленные тычинки и плодолистики расположены спирально

Рис. 18-40. Паразитические и сапрофитные покрытосеменные. Эти растения совсем или почти лишены хлорофилла и получают питание за счет фотосинтеза других растений. А. Повилика (*Cuscuta salina*) — паразитическое ярко-оранжевое или желтое растение из семейства вьюнковых (*Convolvulaceae*). Б. Подъельник (*Monotropa uniflora*) — «сапрофит», получающий питательные вещества из корней других растений через гифы микоризного гриба. В. Самый крупный в мире цветок у вида *Rafflesia arnoldii* на горе Саго, Суматра. Растения этого рода паразитируют на корнях виноградовых (*Vitaceae*). Все растения на снимках — двудольные



А



Б

И пыльцевые зерна, и споры имеют спорополлениновую оболочку и являются продуктами мейоза. Однако в первых к моменту рассеивания в результате митоза образуются два или три ядра, а вторые содержат только одно. Споры прорастают через шов, проходящий по их центру, а пыльцевые зерна — через поры. Вследствие этого их часто нетрудно различить в ископаемом состоянии.

Микрогаметогенез у покрытосеменных единообразен и начинается с митотического деления одноядерной микроспоры, дающего две клетки внутри ее исходной оболочки. Одна из них называется *клеткой трубки*, а вторая — *генеративной* (рис. 18-51). Мужской гаметофит многих видов ко времени рассеивания пыльцы при вскрывании пыльника находится именно на этой двухклеточной стадии. У других видов генеративное ядро делится, давая начало двум мужским гаметам, или спермиям, несколько раньше (рис. 18-52).

Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Мегаспорогенез — это процесс формирования мегаспоры в нуцеллусе (мегаспорангии). Мегагаметогенез — это развитие мегаспоры в женский гаметофит.

Семяпочка — относительно сложное образование, состоящее из *семяножки* (*фуникулуса*), несущей нуцеллус, заключенный в один или два интегумента. В зависимости от вида на плацентах развиваются от одного до многих семязачатков. Развивающаяся семяпочка первоначально состоит целиком из нуцеллуса, но вскоре возникают один или два покровных слоя (интегумента) с небольшим отверстием, микропиле, на одном конце (рис. 18-53).

На ранней стадии развития семязачатка в нуцеллусе возникает единственный диплоидный мегаспороцит. Он делится мейотически (рис. 18-53, Б), давая четыре гаплоидные мегаспоры, обычно расположенные линейной тетрадой. Этим завершается мегаспорогенез. Три мегаспоры обычно разрушаются, а четвертая, наиболее удаленная от микропиле, развивается в женский гаметофит.

Функциональная мегаспора вскоре начинает увеличиваться за счет нуцеллуса, а ее ядро трижды делится митоти-



В

чески. В конце третьего митоза восемь дочерних ядер располагаются по четыре двумя группами — вблизи микропилярного конца мегагаметофита, а также на противоположном, *халазальном*, конце. По одному ядру из каждой группы мигрирует к центру восьмиядерной клетки; они называются *полярными*. Три оставшихся у микропилярного конца ядра образуют *яйцевой аппарат*, состоящий из *яйцеклетки* и двух *клеток-синергид*. У халазального конца также идет формирование вокруг расположенных здесь ядер клеточных оболочек, и возникают так называемые *клетки-антиподы*. Полярные ядра остаются в двуядерной *центральной клетке*. Такая восьмиядерная семиклеточная структура и является зрелым женским гаметофитом, называемым *зародышевым мешком* (рис. 18-53, В).

Описанный выше тип его развития наиболее распространен, однако примерно у трети исследованных с этой точки зрения видов покрытосеменных он иной.

Опыление и оплодотворение

При *вскрывании* (рассеивании содержимого) пыльников пыльцевые зерна переносятся на рыльца многими способами (см. гл. 29); сам процесс этого переноса называется *опылением*. Вступив в контакт с рыльцем, пыльцевые зерна погло-

щают дополнительное количество воды из клеток его поверхности (по градиенту водного потенциала). После насыщения водой они прорастают в пыльцевую трубку. Генеративная клетка, если она еще не поделилась, вскоре делится, образуя два спермия. Проросшее пыльцевое зерно с ядром трубки и двумя спермиями и соответствует зрелому мужскому гаметофиту (рис. 18-55).

Рыльце и столбик структурно-физиологически устроены так, чтобы облегчить прорастание пыльцевого зерна и рост

пыльцевой трубки. Поверхность многих рылец образована главным образом железистой тканью (*рыльцевая ткань*), выделяющей сахаристый раствор. Эта ткань связана с семязачатком *проводниковой* (трансмиссионной) *тканью*, своего рода дорожкой сквозь столбик для растущих пыльцевых трубок. В некоторых столбиках проводниковую ткань выстланы изнутри открытые каналы и пыльцевые трубки растут либо поверх этой выстилки, либо среди ее клеток. Однако у большинства покрытосеменных столбики выпол-

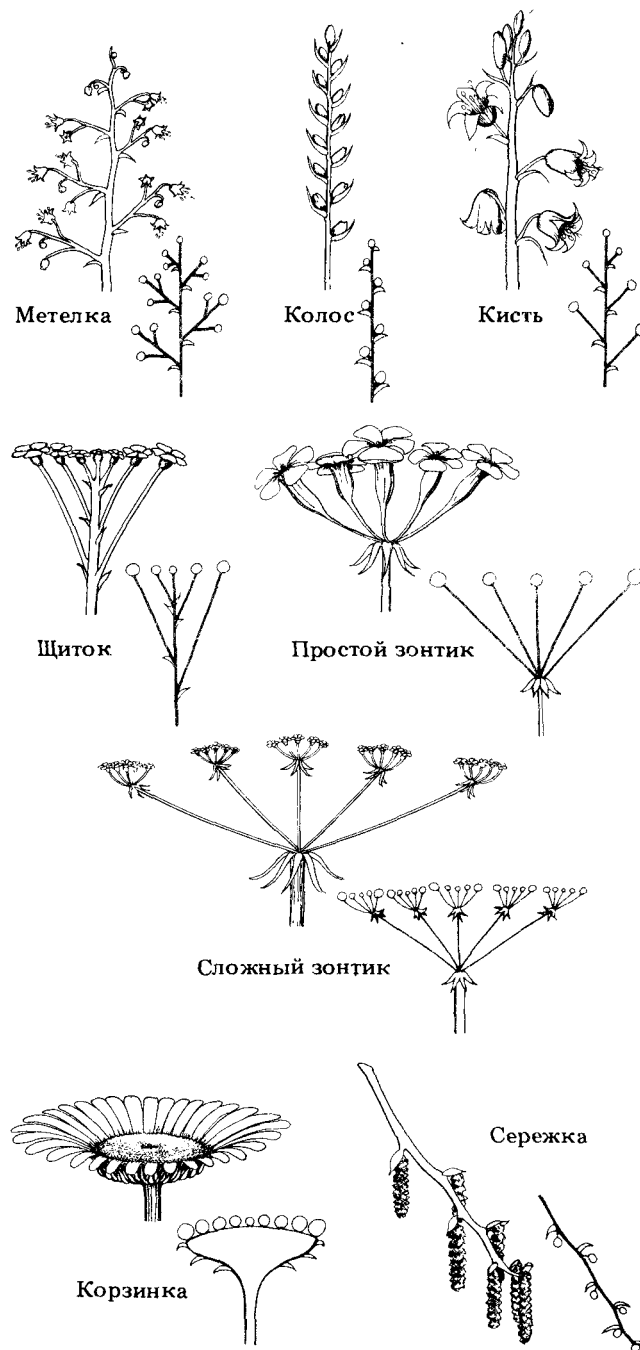
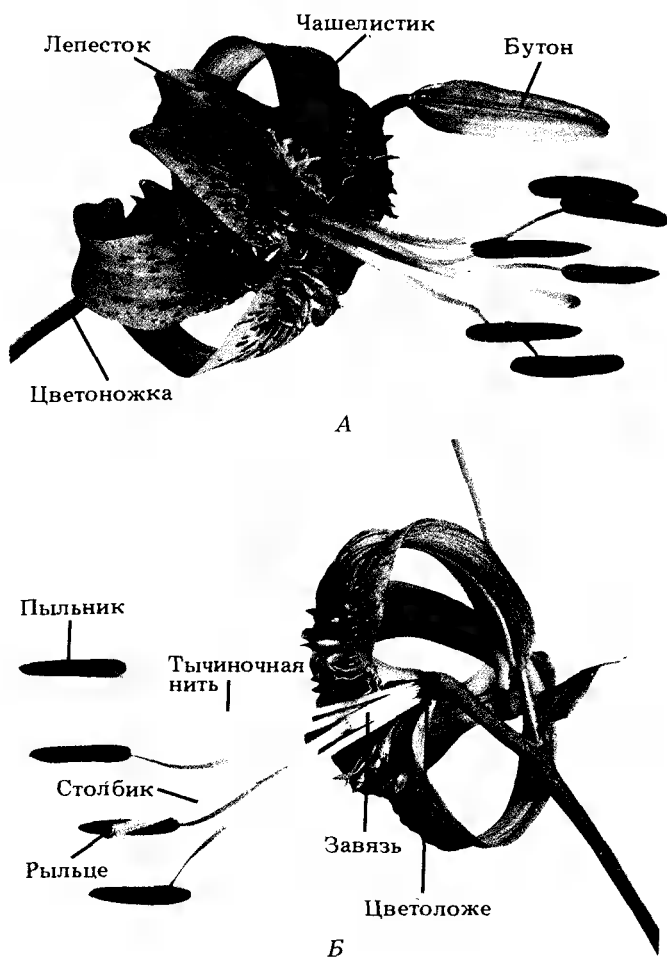


Рис. 18-42. Некоторые обычные типы соцветий покрытосеменных с упрощенными схемами

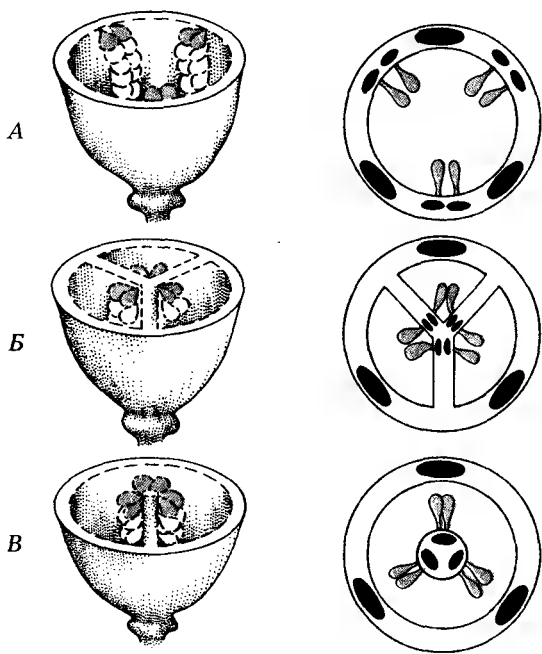


Рис. 18-44. Типы плацентации. А. Паристальная. Б. Осева. В. Свободная центральная. Базальная плацентация здесь не показана

ненные (сплошные) с одним или несколькими тяжами проводниковой ткани между рыльцем и семязпочками. Пыльцевые трубки здесь в зависимости от вида растения растут либо среди ее клеток, либо внутри их толстых стенок. Обычно пыльцевая трубка входит в семязпочку через микропиле и проникает в одну из синергид, которая начинает

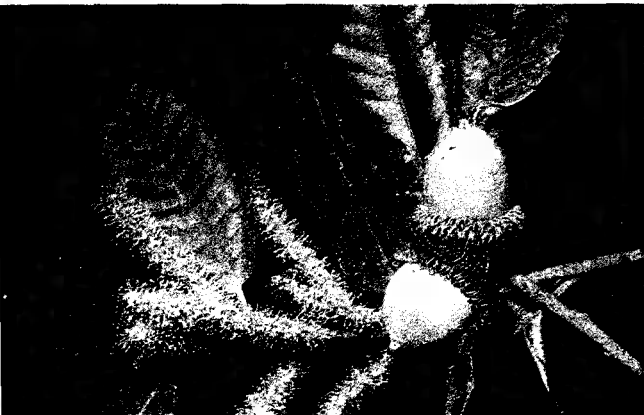


Рис. 18-45. Тычиночные и пестичные цветки камнеплодника густоцветкового (*Lithocarpus densiflora*). Большинство представителей семейства буковых (*Fagaceae*), в которое входят и дубы (*Quercus*), — однодомные растения; тычиночные и пестичные цветки у них разделены, но расположены на одном и том же дереве

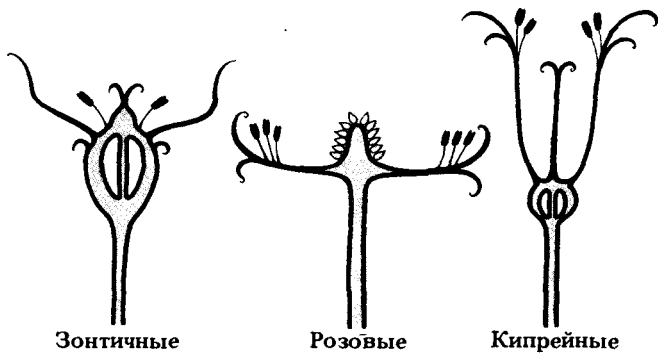


Рис. 18-46. Типы цветков у трех обычных семейств двудольных, показывающие варианты положения завязи. У многих розовых (*Rosaceae*) завязи верхние, а основания частей цветка срастаются в чашевидное расширение (гипантий). Такие цветки называют окололестичными (перигинными). У зонтичных (*Ariaceae*) и кипрейных (*Onagraceae*) завязи нижние, т. е. части цветка прикреплены выше их. Цветки этих двух семейств называют надлестичными (эпигинными). Если гипантия нет, а части цветка прикрепляются ниже завязи, цветок называют подлестичным (гипогинным)

отмирать вскоре после опыления, но раньше, чем пыльцевая трубка достигает зародышевого мешка. Два спермия и ядро трубки выпускаются в эту синергиду через открывающуюся в пыльцевой трубке субтерминальную пору. Затем ядро одного из спермиев проникает в яйцеклетку, а другого — в центральную клетку, где сливается с двумя полярными ядрами (рис. 18-56). В этом отличие от голосеменных, у которых функционален только один из двух спермиев, сливающийся с яйцеклеткой, в то время как второй дегенерирует. Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого с полярными ядрами — двойное оплодотворение — и представляет собой уникальную особенность покрытосеменных. Как отмечалось выше, «настоящее» оплодотворение, или сингамия, подразумевает только слияние гамет, в данном случае яйцеклетки и спермия, в результате чего образуется диплоидная зигота. Соединение другого спермия с двумя полярными ядрами, т. е. тройное слияние, дает триплоидное первичное ядро эндосперма. Ядро клетки трубки тем временем отмирает, оставшаяся синергида и антиподы отмирают вместе с ним или на ранних стадиях дифференцировки зародышевого мешка.

Развитие семени и плода

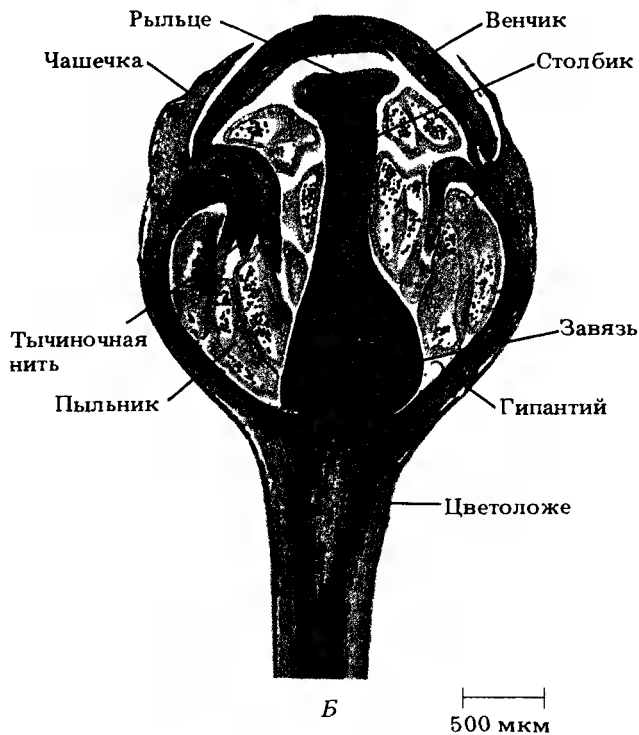
После двойного оплодотворения начинается несколько процессов: первичное ядро эндосперма делится, образуя эндосперм; зигота развивается в зародыш; интегументы превращаются в семенную кожуру, а стенка завязи и связанные с ней структуры формируют плод. В противоположность эмбриогенезу большинства голосеменных, начинающемуся со свободнойядерной стадии, у покрытосеменных этот процесс протекает, скорее, как у спо-

ровых сосудистых растений, т. е. первое ядерное деление зиготы сопровождается образованием клеточной оболочки. На ранних стадиях развития последовательность клеточных делений у зародышей двудольных и однодольных сходна; в обоих случаях формируются сферические тела. Позже появляется различие: зародыш двудольных развивает две семядоли, а однодольных — только одну. Подробности эмбриогенеза покрытосеменных рассмотрены в разделе V.

Образование эндосперма начинается с митотического деления его первичного ядра, происходящего обычно раньше



А

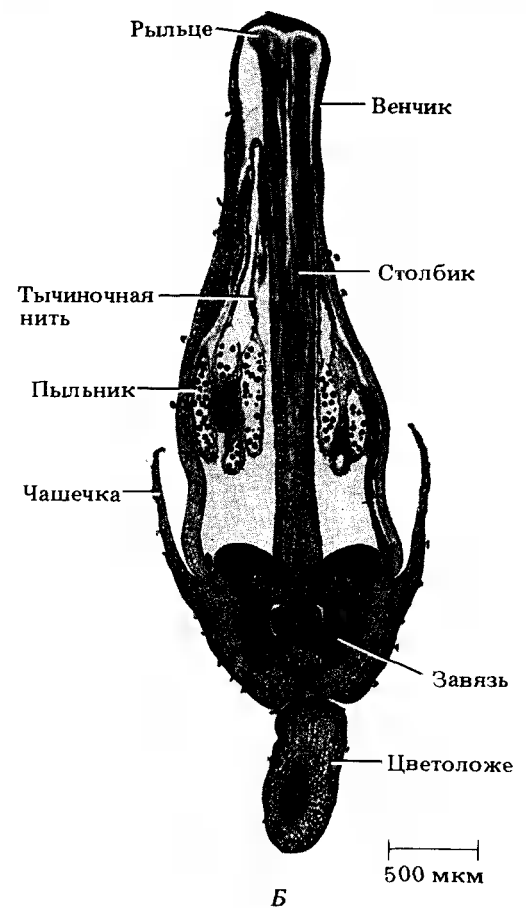


Б

Рис. 18-47. А. Цветки вишни (*Prunus*) перигинные — их чашелистики, лепестки и тычинки прикрепляются к гипантию. На продольном разрезе бутона (Б) тычинки сгущены в гипантии



А



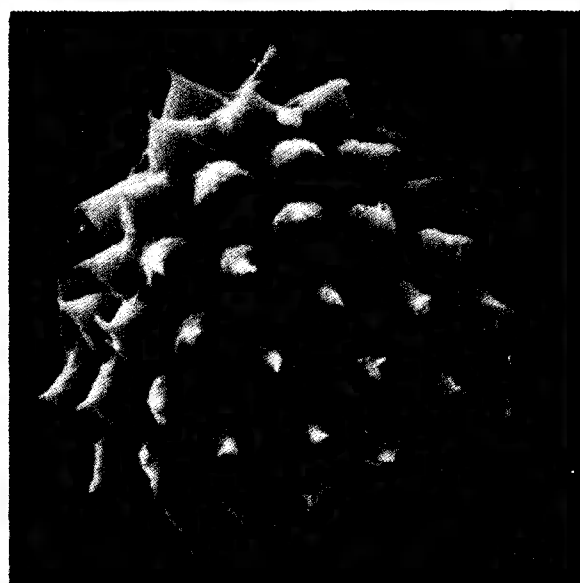
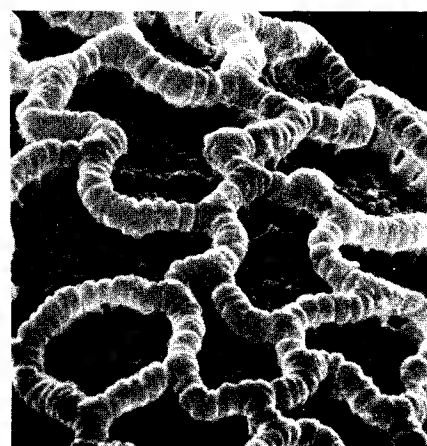
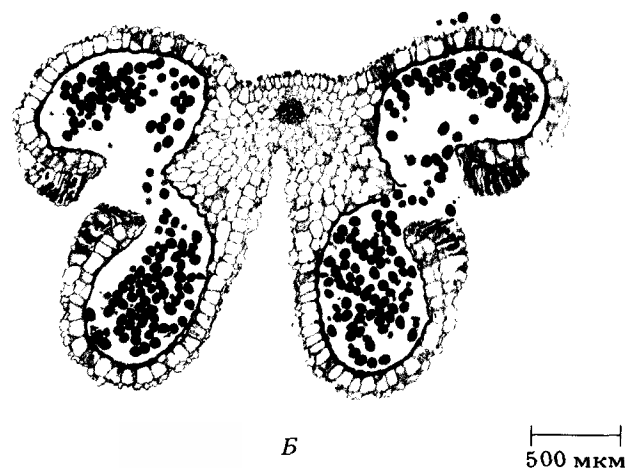
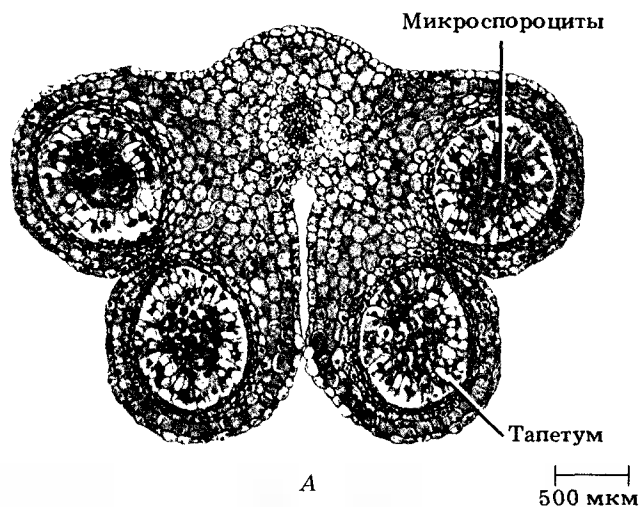
Б

Рис. 18-48. А. Цветки яблони (*Malus sylvestris*) эпигинные — их чашелистики, лепестки и тычинки как бы отходят от верхушки завязи. Б. Разрез почти раскрытого цветка с еще не распрямыми тычинками

Рис. 18-49. Два поперечных среза пыльников лилии (*Lilium*). А. Незрелый пыльник с четырьмя пыльцевыми мешками с

микроспороцитами, окруженными тапетумом. Б. Зрелый пыльник с пыльцевыми зернами. Перегородки между

соседними пыльцевыми мешками разрушаются при его вскрытии



Г

Рис. 18-50. Оболочка пыльцевого зерна служит для защиты мужского гаметофита во время его непростого путешествия от пыльника к рыльцу. Ее внешний слой, или экзина, состоит главным образом из спорополленина (полимера, состоящего в основном из каротиноидов). Жесткая и прочная экзина часто сложно скульптурирована. Скульптура оболочек вполне определенная и различная у разных видов, как видно на микрофотографиях, выполненных под сканирующим электронным микроскопом. А. Конский каштан (*Aesculus hippocastanum*). Б. Лилия (*Lilium longiflorum*). В. Деталь поверхности пыльцевого зерна *L. longiflorum*. Г. Амброзия (*Ambrosia psilostachya*). Пыльца амброзии является основной причиной аллергий в США. Шиповатые пыльцевые зерна, сходные с изображенным на рисунке, обычны в семействе сложноцветных (*Asteraceae*), к которому относится этот род

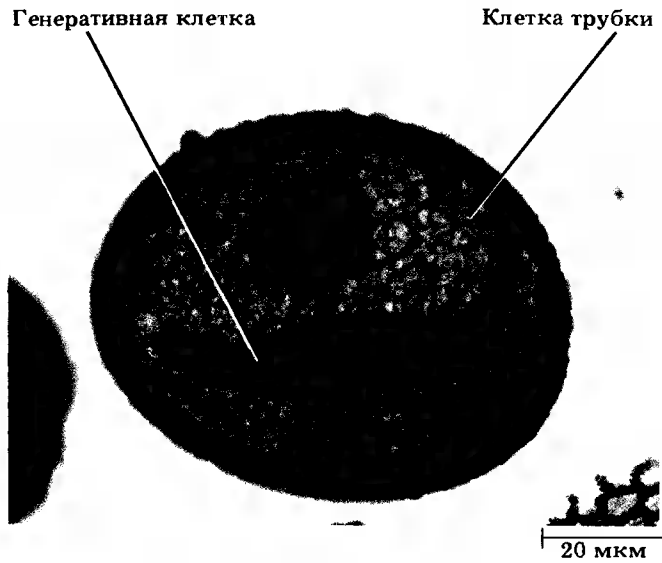


Рис. 18-51. Зрелое пыльцевое зерно лилии с двуклеточным мужским гаметофитом. Веретеновидная генеративная клетка после митоза даст два спермия; более крупная клетка трубки образует позднее пыльцевую трубку

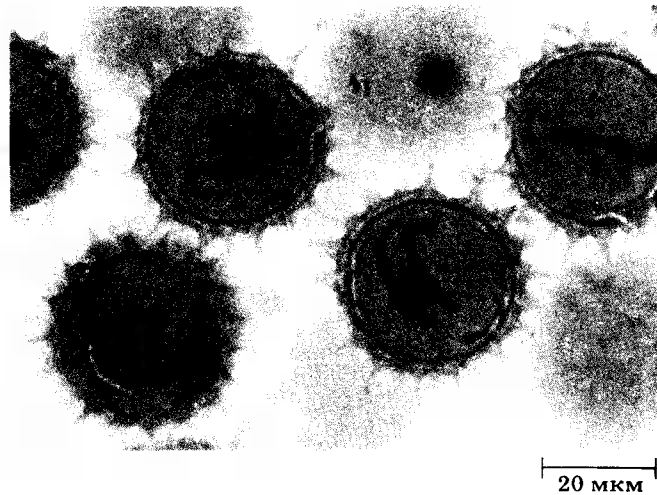


Рис. 18-52. Зрелые пыльцевые зерна с трехклеточными мужскими гаметофитами *Silphium* из сложноцветных. Перед опылением в каждом пыльцевом зерне находятся две нитевидные клетки спермиев, которые взвешены в цитоплазме более крупной клетки трубки. Другими словами, пыльца этого растения рассеивается на трехклеточной стадии, а не на двуклеточной, как у лилии с предыдущего рисунка

первого деления зиготы. При этом у некоторых покрытосеменных образованию клеточных оболочек предшествует различное количество делений свободных ядер (нуклеарный тип образования эндосперма); у других и первый, и последующие митозы сопровождаются цитокинезом (целлюлярный тип образования эндосперма). Хотя формирование эндосперма происходит разными путями, функция возникающей ткани всегда одна: обеспечение развивающегося зародыша, а во многих случаях и молодого проростка необходимыми питательными веществами. В семенах некоторых групп покрытосеменных нуцеллус разрастается в запасную ткань, называемую *периспермом*. Некоторые семена содержат и эндосперм, и перисперм, например у свеклы (*Beta*). Однако у многих двудольных и некоторых однодольных вся запасная ткань или большая ее часть поглощается развивающимся зародышем еще до того, как семя впадает в состояние покоя (у гороха, бобов и др.). Зародыши в таких семенах обычно развивают заполненные питательными веществами мясистые семядоли. Основные питательные вещества, запасаемые в семенах, — углеводы, белки и липиды.

Семена голосеменных и покрытосеменных различаются происхождением этих веществ. У первых их дает женский гаметофит, у вторых — по крайней мере в начале — эндосперм, не являющийся ни гаметофитной, ни спорофитной тканью.

Развитие семяпочки в семя сопровождается превращением завязи (а иногда и других частей цветка или соцветия) в плод. В ходе этого стенка завязи (*околоплодник*, или *перикарпий*) часто утолщается и дифференцируется на отдельные слои — внешний экзокарпий (внеплодник), средний мезокарпий (межплодник) и внутренний эндокарпий (внутриплодник) (иногда только на экзо- и эндокарпий), — обычно лучше заметные в мясистых, чем в сухих, плодах. Плоды более подробно обсуждаются в гл. 29.

Жизненный цикл покрытосеменных представлен на рис. 18-54.

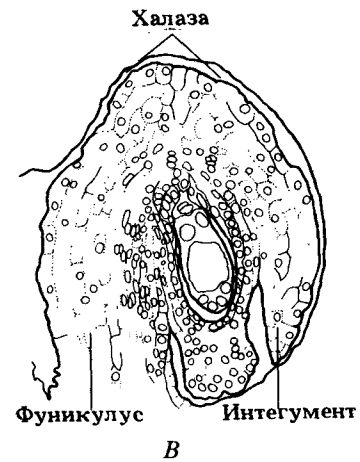
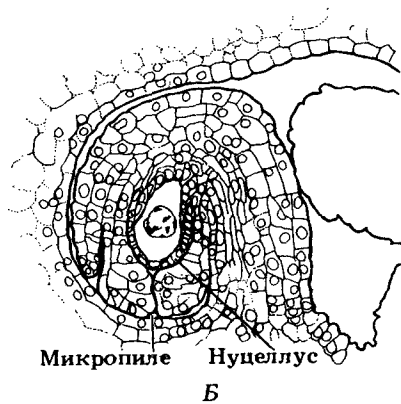
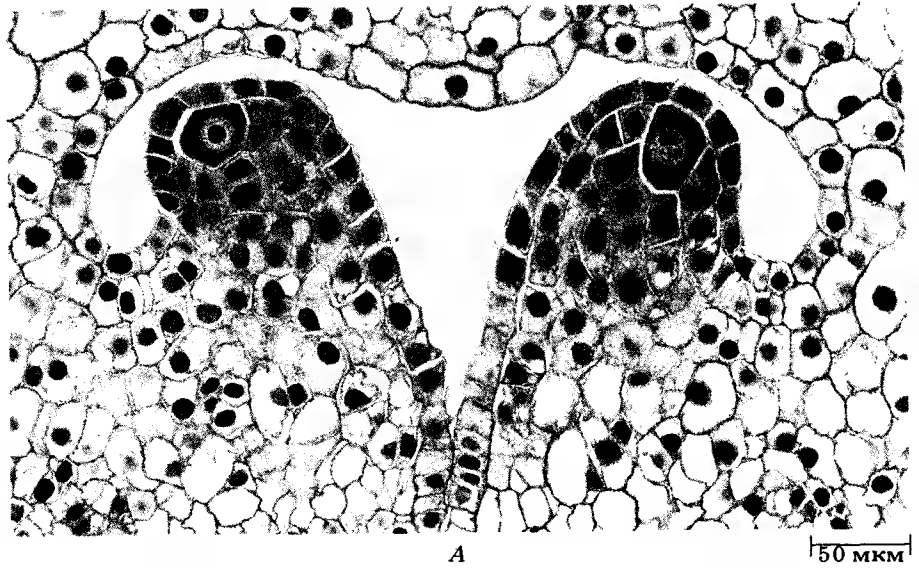
ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Семенные растения делятся на голо- и покрытосеменные. Все они образуют семена, для всех характерны мегаспиллы. Чтобы появилось семя, необходимы разноспоровость, сохранение единственной мегаспоры внутри мегаспорангия, развитие зародыша, или молодого спорофита, внутри мегагаметофита и присутствие интегументов. Все семена состоят из семенной кожуры (производное интегумента), зародыша и запаса питательных веществ. У голосеменных этот запас обеспечивается гаплоидным женским гаметофитом, а у покрытосеменных — обычно триплоидным эндоспермом. Древнейшие из известных семян встречаются в позднедевонских отложениях возрастом около 360 млн. лет. Вероятные предки семенных — прогимносperms, палеозойская группа споровых сосудистых растений, от которых могли независимо возникнуть различные группы голосеменных.

Современные голосеменные включают четыре отдела: саговниковые, гинкговые, хвойные и гнетовые. Покрытосеменные, или цветковые, подразделяются на два крупных класса — однодольных и двудольных.

Жизненные циклы голо- и покрытосеменных в основном сходны и представляют собой чередование гетероморфных поколений с крупными независимыми спорофитами и крайне редуцированными гаметофитами. У голосеменных семязачатки (мегаспорангии с интегументами) лежат открыто на

Рис. 18-53. Лилия. Некоторые стадии развития семяпочки и зародышевого мешка. А. Две семяпочки на ранней стадии, каждая с одним крупным мегаспороцитом. Интегументы еще не начали развиваться. Б. Семяпочка уже с интегументами. Мегаспороцит в первой профазе мейоза. В. Семяпочка с восьмидерным зародышевым мешком (здесь видны только шесть ядер). Полярные ядра еще не мигрировали к его центру



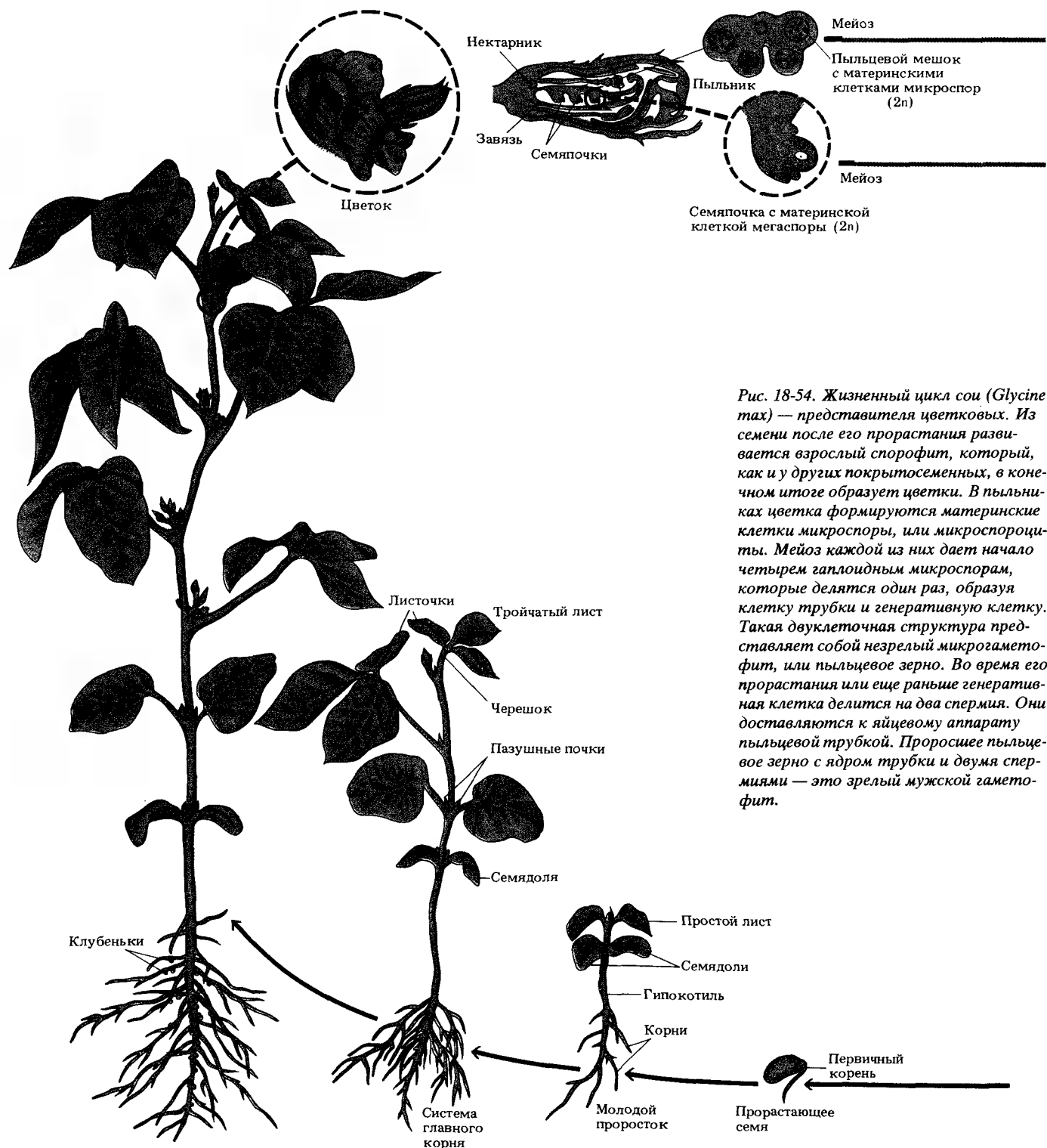
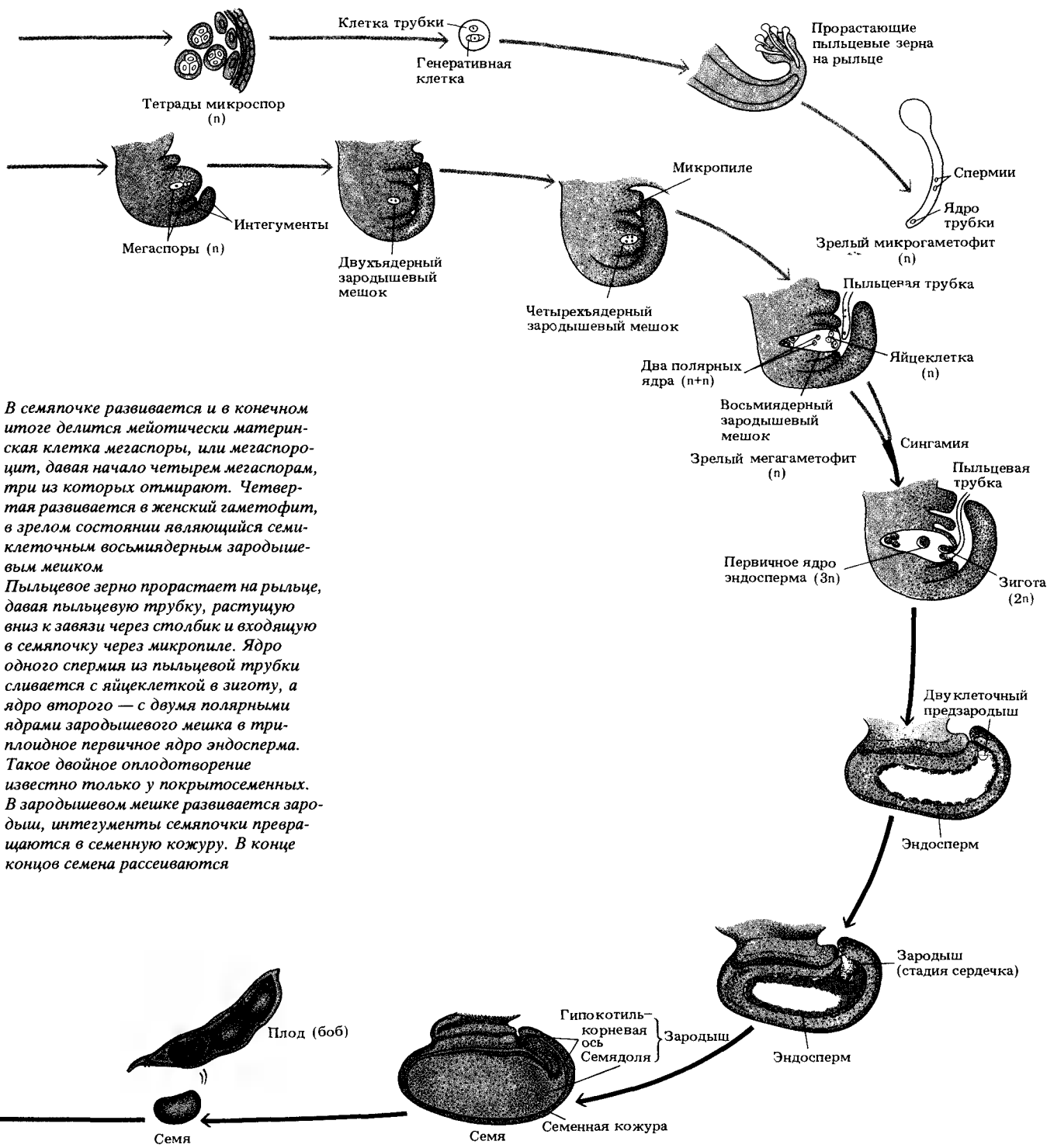


Рис. 18-54. Жизненный цикл сои (*Glycine max*) — представителя цветковых. Из семени после его прорастания развивается взрослый спорофит, который, как и у других покрытосеменных, в конечном итоге образует цветки. В пыльниках цветка формируются материнские клетки микроспоры, или микроспороциты. Мейоз каждой из них дает начало четырем гаплоидным микроспорам, которые делятся один раз, образуя клетку трубки и генеративную клетку. Такая двуклеточная структура представляет собой незрелый микрогаметофит, или пыльцевое зерно. Во время его прорастания или еще раньше генеративная клетка делится на два спермия. Они доставляются к яйцевому аппарату пылевой трубки. Проросшее пыльцевое зерно с ядром трубки и двумя спермиями — это зрелый мужской гаметофит.



В семяпочке развивается и в конечном итоге делится мейотически материнская клетка мегаспоры, или мегаспороцит, давая начало четырем мегаспорам, три из которых отмирают. Четвертая развивается в женский гаметофит, в зрелом состоянии являющийся семиклеточным восьмиядерным зародышевым мешком

Пыльцевое зерно прорастает на рыльце, давая пыльцевую трубку, растущую вниз к завязи через столбик и входящую в семяпочку через микропиле. Ядро одного спермия из пыльцевой трубки сливается с яйцеклеткой в зиготу, а ядро второго — с двумя полярными ядрами зародышевого мешка в триплоидное первичное ядро эндосперма. Такое двойное оплодотворение известно только у покрытосеменных. В зародышевом мешке развивается зародыш, интегументы семяпочки превращаются в семенную кожуру. В конце концов семена рассеиваются

Рис. 18-55. Зрелый мужской гаметофит купены (*Polygonatum*). В пыльцевой трубке видны спермии и ядро трубки

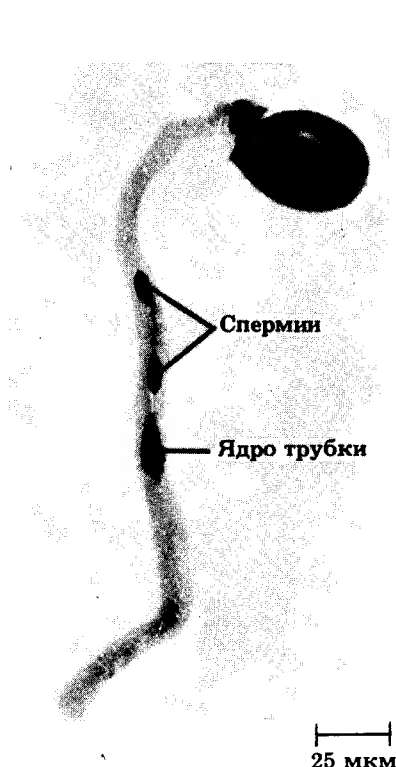
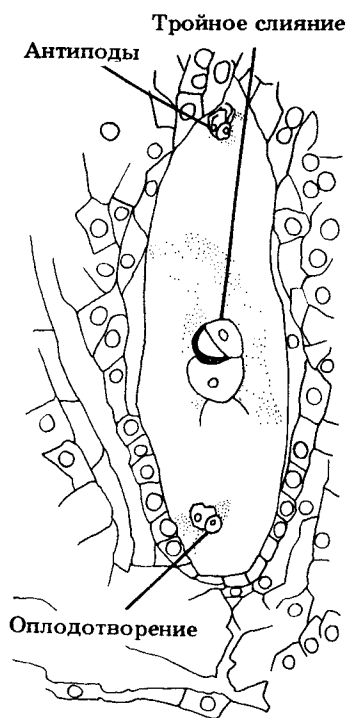


Рис. 18-56. Двойное оплодотворение у лилии. Слияние ядер спермия и яйцеклетки — «настоящее» оплодотворе-



ние — видно в нижней части микрофотографии. Выше — тройное слияние ядра другого спермия и двух полярных ядер



поверхности мегаспорофиллов или аналогичных структур, тогда как у цветковых они находятся внутри свернутых мегаспорофиллов (плодолистиков), входящих в состав отличительной репродуктивной структуры покрытосеменных — цветка.

Гаметофиты у цветковых редуцированы сильнее, чем у голосеменных. В зрелом состоянии женский гаметофит большинства голосеменных представляет собой многоклеточное образование с несколькими архегониями. У покрытосеменных это чаще всего семиклеточная восьмиядерная структура (зародышевый мешок). Архегонии здесь отсутствуют, а яйцеклетка лежит рядом с двумя синергидами, образуя вместе с ними так называемый яйцевой аппарат.

И у голо-, и у покрытосеменных мужские гаметофиты представлены пыльцевыми зернами. Антеридии в обоих случаях отсутствуют. У голосеменных мужские гаметы (спермии) возникают непосредственно из сперматогенной клетки, а у покрытосеменных — из генеративной клетки. Проросшее пыльцевое зерно с ядром трубки и двумя спермиями является зрелым мужским гаметофитом. У саговников и гинкго спермии со жгутиками, а у остальных семенных растений они не способны к самостоятельному движению и доставляются к яйцеклетке пыльцевой трубкой после опыления. При этом вода не требуется.

Опыление у голосеменных представляет собой перенос пыльцы от микроспorangия к мегаспorangию, а у покрытосеменных — от пыльника к рыльцу.

У голосеменных один спермий мужского гаметофита (проросшего пыльцевого зерна) сливается с яйцеклеткой архегония. Второй спермий не имеет никакой явной функции

и дегенерирует. У покрытосеменных функциональны оба спермия: один сливается с яйцеклеткой (настоящее оплодотворение, или сингамия), а другой — с двумя полярными ядрами. В первом случае, как обычно, образуется диплоидная ($2n$) зигота, а во втором — триплоидное ($3n$) первичное ядро эндосперма. Это явление — уникальная особенность покрытосеменных — называется двойным оплодотворением.

После оплодотворения семязачатки и у голо-, и у покрытосеменных развиваются в семена, причем у цветковых завязи (иногда вместе с некоторыми частями цветка) дают плоды, в которых заключены семена. Плод — один из главных признаков этого крупнейшего отдела растений.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bierhorst, David W.: Morphology of vascular plants. The Macmillan Company, New York, 1971.

Обильно иллюстрированная разносторонняя сводка по морфологии сосудистых растений, составленная одним из ведущих современных специалистов в этой области.

Foster, Adriance S., Gifford, Ernest M.: Comparative morphology of vascular plants, 2nd ed. N. H. Freeman and Company, New York, 1977.

Хорошо скомпонованный обзор всех сосудистых растений, содержащий много обобщающих теоретических рассуждений.

Taylor, Thomas N.: «Reproductive biology in early seed plants». BioScience 32, 23—28, 1982.

Хороший обзор современного состояния знаний о репродуктивных признаках ранних семенных растений.

Оглавление

Предисловие редактора перевода	5
Список дополнительной литературы	6
Предисловие	7
Благодарности	8

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В БОТАНИКУ (Кислюк И. М.)	11
Эволюция растений	11
Фотосинтез и эволюция атмосферного кислорода	13
Море и берег	14
Выход на сушу	15
Эволюция сообществ	15
Появление человека	18
Ботаника как наука	19
Ботаника и будущее	19
Заключение	20
Рекомендуемая литература	20

Раздел I. РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Глава 2. ЭУКАРИОТИЧЕСКАЯ КЛЕТКА (Кислюк И. М.)	21
Прокариоты и эукариоты	21
Растительная клетка	21
Плазматическая мембрана	24
Ядро	24
Пластиды	25
Митохондрии	28
Происхождение митохондрий и хлоропластов	29
Микротельца	29
Вакуоли	30
Рибосомы	30
Эндоплазматический ретикулум	32
Аппарат Гольджи	32
Эндоплазматическая концепция	33
Микротрубочки	34
Микрофиламенты	34
Основное вещество	34
Липидные капли	35
Эргастические вещества	35
Жгутики и реснички	35
Клеточная оболочка	36
Компоненты клеточной оболочки	36
Слой клеточной оболочки	38
Рост клеточной оболочки	39
Плазмодесмы	39
Деление клеток	39
Клеточный цикл	40
Интерфаза	40
Митоз	41
Цитокинез	45
Заключение	45
Приложение 1. Возникновение клеточной теории	48
Приложение 2. Мир микроскопии	48
Трансмиссионный (просвечивающий) электронный микроскоп	48
Сканирующий электронный микроскоп	48
Приложение 3. Иммунофлуоресцентная микроскопия тубулина и микротрубочек	49
Глава 3. МОЛЕКУЛЯРНЫЙ СОСТАВ КЛЕТОК (Кислюк И. М.)	50
Органические соединения	50
Углеводы	50

Моносахариды и дисахариды	51
Полисахариды	52
Липиды	54
Жиры	54
Кутин, суберин и воска	55
Фосфолипиды	55
Белки	55
Аминокислоты	56
Полипептиды	56
Уровни организации белка	56
Ферменты	60
Нуклеиновые кислоты	60
Другие производные нуклеотидов	60
Заключение	60
Приложение. Радиоуглеродный анализ	62

Глава 4. ДВИЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ В КЛЕТКИ И ИЗ КЛЕТОК (Кислюк И. М.)	63
Законы движения воды	63
Объемный поток	63
Диффузия	64
Осмос	65
Структура клеточных мембран	67
Транспорт через мембраны	67
Натриево-калиевый насос	68
Эндоцитоз и экзоцитоз	69
Транспорт через плазмодесмы	70
Заключение	70
Приложение. Имбибиция	71
Рекомендуемая литература	71

Раздел II. ЭНЕРГИЯ И ЖИВЫЕ КЛЕТКИ

Глава 5. ПОТОК ЭНЕРГИИ (Мамушина Н. С.)	73
Законы термодинамики	73
Первый закон термодинамики	74
Второй закон термодинамики	74
Биология и второй закон термодинамики	76
Окисление-восстановление	76
Ферменты и живые системы	76
Ферменты как катализаторы	77
Активный центр	77
Гипотеза о кратковременном изменении конформации активного центра фермента	77
Кофакторы ферментативной активности	77
Ионы как кофакторы	78
Коферменты и витамины	78
Ферментативные пути	79
Регуляция ферментативной активности	79
Энергетический фактор: АТФ	80
Заключение	81
Приложение $E = mc^2$	81
Глава 6. ДЫХАНИЕ (Мамушина Н. С.)	83
Гликолиз	84
Полный баланс гликолиза	86
Аэробный путь	87
Цикл Кребса	87
Электронотранспортная цепь	87
Механизм окислительного фосфорилирования: хемиосмотическое сопряжение	90
Общий энергетический выход	92

Другие метаболические пути, в результате которых выделяется энергия	92
Глиоксилатный цикл	92
Пентозофосфатный путь	93
Анаэробные пути	93
Заклучение	94
Приложение Биолюминесценция	94

Глава 7. ФОТОСИНТЕЗ (Мамушина Н. С.)	95
Общий обзор фотосинтеза	95
Световые реакции	97
Роль пигментов	97
Фотосистемы	99
Модель световых реакций	100
Циклическое фотофосфорилирование	100
Темновые реакции	101
Цикл Кальвина: C_3 -путь	102
C_4 -путь фотосинтеза	103
Метаболизм по типу толстянковых	106
Адаптивное значение фотосинтетических механизмов	106
Заклучение	107
Приложение 1 Свет и жизнь	107
Волна или частица?	108
Приспособленность к свету	108
Приложение 2 Цикл углерода	109
Приложение 3 Изотопный состав углерода у C_3 - и C_4 -растений	110
Рекомендуемая литература	110

Раздел III. ГЕНЕТИКА

Глава 8. ХИМИЯ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ (Данилова М. Ф.)	113
Химия гена: ДНК или белок?	113
Природа ДНК	115
Двойная спираль	115
Молекула, которая копирует сама себя	116
Как работают гены?	118
Молекулы наследственности	118
Транскрипция РНК НА ДНК	119
Трансляция мРНК (синтез белка)	121
Регуляция транскрипции генов	121
Оперон	121
Ингибирование по типу обратной связи	122
Контроль развития растений	122
Влияние цитоплазмы на дифференцировку	123
Заклучение	123
Приложение 1 Правозакрученная и левозакрученная ДНК	124
Приложение 2 Контроль многоклеточной дифференцировки	124

Глава 9. ГЕНЕТИКА ЭУКАРИОТ (Данилова М. Ф.)	126
Сравнение эукариот и прокариот	126
Структура хромосом эукариот	127
Мейоз	127
Первое деление мейоза	128
Второе деление мейоза	129
Значение мейоза	130
Как детерминируются признаки?	132
Правило расщепления	134
Неполное доминирование	134
Независимое комбинирование	134
Сцепление	135
Полигенное наследование	136
Мутации	137
Возникновение представления о мутациях	137
Типы мутаций	137
Эволюционные эффекты мутаций	138
Организация гена	138
Детерминация фенотипа	139
Заклучение	139
Рекомендуемая литература	140

Раздел IV. РАЗНООБРАЗИЕ

Глава 10. КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ (Гладкова В. Н.)	141
Биномиальная (бинарная) система	143
Что такое вид?	143
Другие таксономические группы	144
Основные группы организмов	145
Прокариоты	145
Вирусы	148
Эукариоты	149
Родственные связи среди эукариот	149
Происхождение многоклеточности	149
Митохондрии и хлоропласты	150
Формальная классификация организмов	150
Царство Monera	150
Царство Protista	151
Царство Animalia	151
Царство Fungi	151
Царство Plantae	152
Половое размножение	152
Эволюция диплоидии	152
Заклучение	154
Рекомендуемая литература	154

Глава 11. БАКТЕРИИ (Мамушина Н. С.)	155
Общая характеристика бактерий	155
Форма бактерий	157
Движение бактерий	161
Генетика бактерий	162
Метаболизм бактерий	164
Экология бактерий	166
Микоплазмы	169
Цианобактерии	170
Заклучение	171
Приложение 1. Бактерии и ископаемое топливо	172
Приложение 2. Рак цитрусовых	172
Рекомендуемая литература	173

Глава 12. ВИРУСЫ (Мамушина Н. С.)	174
Природа вирусов	175
Структура вирусных частиц	175
Инфекционные свойства вирусов	177
Репликация вирусов	178
Разнообразие вирусов	178
РНК-содержащие вирусы	178
ДНК-содержащие вирусы	179
Вирусные болезни растений	179
Вироиды и другие инфекционные частицы	180
Вирусы и рак	181
Происхождение вирусов	181
Заклучение	181
Рекомендуемая литература	182

Глава 13. ГРИБЫ (Мамушина Н. С.)	183
Биология грибов	185
Эволюция грибов	186
Размножение грибов	186
Митоз и мейоз	187
Гетерокариоз и парасексуальность	187
Основные группы грибов	187
Отдел Zygomycota	187
Отдел Ascomycota	189
Fungi imperfecti (несовершенные грибы)	192
Лишайники	194
Отдел Basidiomycota	198
Микориза	206
Эндомикориза	206
Эктомикориза	206
Микоризы другого типа	208
Микоризы и эволюция сосудистых растений	208
Заклучение	209
Приложение 1. Фототаксис у грибов	210
Приложение 2. Эрготизм	210

Приложение 3. Хищные грибы	211	Класс Musci	267
Рекомендуемая литература	211	Настоящие мхи	267
		Сфагновые мхи	272
		Андреевые мхи	277
		Заключение	278
Глава 14. ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ПРОТИСТЫ: ВОДНЫЕ ПЛЕ-		Приложение 1. Рассеивание спор у печеночников	278
СЕНИ, СЛИЗЕВИКИ, ХИТРИДИОМИЦЕТЫ И ОДНОКЛЕ-		Приложение 2. Распространение спор мхов насекомыми	279
ТОЧНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (Мамушина Н. С.)	213	Рекомендуемая литература	279
Экология одноклеточных протистов	214		
Симбиоз и происхождение хлоропластов	214	Глава 17. СПОРОВЫЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ (Гладко-	280
Характеристики отделов	215	ва В. Н.)	
Отдел Oomycota	216	Организация тела сосудистых растений	281
Отдел Chytridiomycota	219	Первичный и вторичный рост	282
Отдел Acrasiomycota	220	Трахеальные элементы	282
Отдел Mucoromycota	221	Стелы	283
Отдел Chrysophyta	222	Происхождение корней и листьев	283
Класс Chrysophyceae	223	Репродуктивные системы	284
Класс Xanthophyceae	223	Гомоспория и гетероспория	284
Класс Bacillariophyceae	223	Гаметофиты и гаметы	285
Отдел Rynhophyta	227	Отделы споровых сосудистых растений	286
Отдел Euglenophyta	228	Отдел Rhyniophyta	286
Заключение	229	Отдел Zosterophyllophyta	291
Приложение 1. Гормональный контроль полового цикла у водной		Отдел Trimerophyta	291
плесени	230	Отдел Psilotophyta	294
Приложение 2. Митоз у динофлагеллят	231	Отдел Lycophta	295
Рекомендуемая литература	231	<i>Lycopodium</i>	295
		<i>Selaginella</i>	295
		<i>Isoetes</i>	298
		Отдел Sphenophyta	299
		Отдел Pterophyta	303
		Заключение	306
Глава 15. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ПРОТИСТЫ: КРАСНЫЕ,		Приложение. Растения каменноугольного периода	307
БУРЫЕ И ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (Мамушина Н. С.)	233	Древовидные ликофиты	307
Характеристика красных, бурых и зеленых водорослей	234	Каламиты	307
Отдел Rhodophyta	235	Папоротники	307
Отдел Phaeophyta	239	Семенные растения	307
Отдел Chlorophyta	243	Заключение	308
Клеточное деление у зеленых водорослей	244	Рекомендуемая литература	308
Классификация зеленых водорослей	244		
Класс Charophyceae	245	Глава 18. СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ (Гладкова В. Н.)	311
Класс Ulvophyceae	247	Прогимноспермы	312
Класс Chlorophyceae	250	Голосеменные	313
Заключение	256	Хвойные	314
Приложение 1. Экономическое использование морских		Другие современные голосеменные	321
водорослей	257	Покрытосеменные	323
Приложение 2. Симбиотические зеленые водоросли	258	Цветок	327
Рекомендуемая литература	258	Жизненный цикл покрытосеменных	332
		Заключение	340
		Рекомендуемая литература	344
Глава 16. МОХОВИДНЫЕ (Гладкова В. Н.)	260		
Признаки моховидных	261		
Класс Hepaticae	264		
Слоевищные печеночники	266		
Облиственные печеночники	267		
Класс Anthocerotae	267		